

Puiden kasvutila ja puuston spatiaalinen rakenne vanhassa pohjoisboreaalisessa kuusimetsässä



Pasi Pouta

14.11.2018

Helsingin yliopisto

Biotieteiden laitos

Kasvibiologia



Tiedekunta – Fakultet – Faculty Bio- ja ympäristötieteellinen		Koulutusohjelma – Utbildningsprogram – Degree Programme Kasvibiologia	
Tekijä – Författare – Author Pasi Pouta			
Työn nimi – Arbetets titel – Title Puiden kasvutila ja puuston spatiaalinen rakenne vanhassa pohjoisborealisessa kuusimetsässä			
Oppiaine/Opintosuunta – Läroämne/Studieinriktning – Subject/Study track Kasviekologia			
Työn laji – Arbetets art – Level Pro gradu		Aika – Datum – Month and year 14.11.2018	Sivumäärä – Sidoantal – Number of pages 59 s + liite
Tiivistelmä – Referat – Abstract			
<p>Fennoskandian vanhat pohjoisborealiset kuusivaltaiset kangasmetsät ovat rakenteeltaan avoimia ja mosaiikkimaisesti vaihtelevia. Tutkimustietoa näiden metsien luontaisesta spatiaalisesta rakenteesta on vasta vähän. Fennoskandian metsäluento on muuttunut voimakkaasti ihmisen toiminnan seurauksena, ja sitä myötä suuri joukko metsälajeja on uhanalaistunut. Tieto luonnonmetsien rakenteista auttaa kehittämään paremmin luonnon monimuotoisuuden turvaavia metsien hoito- ja ennallistamismenetelmiä.</p> <p>Tässä työssä kuvataan puiden kasvutilan vaihtelua ja puuston spatiaalista rakennetta suurella (8,8 ha) puustoltaan tarkasti kartoitetulla koealalla vanhassa pohjoisborealisessa kuusimetsässä Värriön luonnonpuistossa Itä-Lapissa. Erikokoisten ja -lajisten puiden kasvutiloja ja keskinäistä sijoittumista kuvataan koko koealalta keskimäärin (globaalisti) ja koealan sisäisen vaihtelun kautta (lokaalisti). Puuston yleistä rakennetta kuvataan puustotunnuksin ja läpimittajakaumin. Puiden kasvutilaa ja sen vaihtelevuutta puun läpimitan ja lajin mukaan arvioidaan Voronoi-monikulmioilla. Erikokoisten ja -lajisten puiden keskinäistä sijoittumista kuvataan globaalisti läpimittaluokittaisilla L-funktioilla, läpimitan variogrammeilla ja puolajin merkkisyteysfunktioilla. Puiden kasvutilan, läpimitan ja lajin lokaalia vaihtelua kuvataan paikallisilla autokorrelaatioindekseillä.</p> <p>Metsä oli tyypillinen avoin rakenteeltaan mosaiikkimaisesti vaihteleva vanha pohjoisboreaalinen kuusimetsä. Puilla oli keskimäärin 17,5 m² kasvutilaa, ja kasvutilan määrä vaihteli välillä 0,18–111 m². Puiden keskimääräinen kasvutila kasvoi noin kaksinkertaiseksi puiden läpimittaluokan kasvaessa pienimmästä (0-5 cm) suurimpaan (yli 25 cm). Koivuilla oli kaikissa läpimittaluokissa keskimäärin 5–10 neliometriä enemmän kasvutilaa kuin kuusilla. Sekä puiden läpimitta että laji olivat positiivisesti spatiaalisesti autokorreloituneita, varsinkin lyhyillä alle 5 metrin etäisyyksillä ja heikosti jopa 50 metriin asti. Puuston lokaalissa rakenteessa oli sekä pienen että suuren mittakaavan vaihtelua. Erityisesti koealan suoalue ympäristöineen erottui laajana puustoltaan poikkeavana alueena, joka näkyi puiden läpimitan ja lajin pitkän matkan autokorrelaationa ja lisäsi puuston yleistä ryhmittäisyyttä. Myös koealan voimakkaan kuusivaltainen itäosa ja koealan pohjois-keskiosan avoin alue olivat laajoja puustoltaan poikkeavia alueita. Pienessä mittakaavassa metsässä vaihtelivat läpimitaltaan suhteellisen samankokoisten sekä samanlajisten puiden keskittymät ja läpimitaltaan ja kuusi-koivusuhteeltaan vaihtelevammat alueet.</p> <p>Työn tulokset täydentävät aiempaa vähäistä spatiaalista rakennetietoa Fennoskandian vanhoista pohjoisborealisista kuusimetsistä. Erityisesti puiden kasvutilojen ja puuston lokaalin vaihtelun kuvaus laajemmassa mittakaavassa ovat ensimmäisiä Fennoskandiassa. Tässä kuvattu metsä tarjoaa yhden vertailuekosysteemin, jonka olennaisista globaaleista ja lokaaleista rakennepiirteistä voidaan ottaa mallia metsän monimuotoisuuden huomioon ottavassa metsänhoidossa ja metsien ennallistamisessa. Rakenteessa olennaisista oli monessa mittakaavassa tapahtuva vaihtelu puiden kasvutiloissa ja erikokoisten ja -lajisten puiden keskinäisessä sijoittumisessa. Vastaavanlaista vaihtelua ja kuvatunkaltaisia spatiaalisia rakenteita voidaan talousmetsissä jäljitellä vaihtelevilla osittaisilla hakkuilla ja jatkuvalla metsänkasvatuksella metsän luontaisen vaihteluvälän jäljittelyperiaatteen mukaisesti. Ennallistettavissa metsissä rakenteen vaihtelevuutta voidaan lisätä pienaukotusmenetelmillä. Tulosten perusteella esimerkiksi puuston tiheyden voidaan antaa vaihdella pienempien ja laajempien tiheämpien ja avoimempien alueiden välillä. Samoin voidaan jättää lokaalia vaihtelua kuusten ja koivujen suhteelliseen osuuteen, puiden keskiläpimitaan ja siihen, kuinka samankokoisia lähekkäiset puut ovat.</p>			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords merkkisyteysfunktio, variogrammi, lokaali autokorrelaatioindeksi, Gearyn lokaali c, Getisin ja Ordini G*, Voronoi-monikulmio, Thiessen-monikulmio, Dirichlet-tessellaatio, lokaali rakenne, vanhan metsän mosaiikki, paksusammalkuusikko, HMT-tyyppi			
Ohjaaja tai ohjaajat –Handledare – Supervisor or supervisors Timo Kuuluvainen			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited			
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information			



Tiedekunta – Fakultet – Faculty Faculty of Biological and Environmental Sciences		Koulutusohjelma – Utbildningsprogram – Degree Programme Plant Biology	
Tekijä – Författare – Author Pasi Pouta			
Työn nimi – Arbetets titel – Title Tree growing space and spatial stand structure in an old-growth northern boreal spruce forest			
Oppiaine/Opintosuunta – Läroämne/Studienriktning – Subject/Study track Plant Ecology			
Työn laji – Arbetets art – Level Master's thesis		Aika – Datum – Month and year 14.11.2018	Sivumäärä – Sidoantal – Number of pages 59 pages + appendix
Tiivistelmä – Referat – Abstract <p>The old-growth spruce-dominated forests in northern boreal Fennoscandia are structurally diverse mosaics characterised by trees of different sizes and species, and by a sparse and open canopy structure. However, little research has been done on the natural spatial structure of these forests, e.g. size- and species-specific spatial patterns and variation in the amount of space within the forest. Fennoscandian forests have changed drastically due to human influence. Consequently, a large number of forest-dwelling species have become endangered. Developing biodiversity-oriented methods for forest management and restoration requires understanding the natural variability of forest structures.</p> <p>This thesis describes the variability in tree growing space and stand spatial structure in a large (8.8 ha) fully-mapped study plot in a pristine old-growth spruce-dominated forest in Eastern Lapland, Finland. Growing space and spatial patterns of trees of different sizes and species are studied both globally and locally. General stand structure is described by aspatial statistics and diameter distributions. Variation in tree growing space by tree species and diameter is studied by using Voronoi polygons. Spatial patterns in tree diameter and species are studied globally with diameter-specific L functions, variogram analysis and mark connection functions. Local stand structure is mapped by using local indicators of spatial association (LISA) calculated for tree growing space, diameter and species.</p> <p>The forest was a typical northern-boreal Fennoscandian old-growth spruce-dominated forest, a mosaic of trees of different sizes and species, and variable amounts of space around the trees. The trees had on average 17.5 m² growing space and the amount of growing space varied between 0.18 and 111 m². Mean tree growing space roughly doubled from the smallest diameter class (0–5 cm) to the largest (> 25 cm). Within each diameter class, birch trees had on average 5–10 m² more growing space than spruce trees. Both tree diameter and species were positively spatially autocorrelated, especially at short distances (< 5 m), but weakly up to 50 metres. Locally, the stand structure was variable both in small and large scale. Especially, the paludified sub-area within the plot constituted a large-scale deviation from the overall stand structure. This local deviation was seen globally as large-scale spatial autocorrelation in tree diameter and species, as well as increased clustering of the trees. In addition, the strongly spruce-dominated eastern part of the plot, as well as the low-density northern-central part of the plot deviated in a large scale from the overall stand structure. In a smaller scale, the stand structure varied from groups of trees of the same species and similar size to areas where tree diameter and species composition were more variable.</p> <p>The results of this thesis add to the understanding of the spatial structure of Fennoscandian northern boreal old-growth spruce forests. Particularly, the variation in tree growing space and local stand structure within a large study plot are described for the first time in Fennoscandia. The multiscale variation and spatial patterns observed in this study can be mimicked in managed forests by using variable partial cuttings and continuous cover forestry. Correspondingly, cutting and damaging trees can be used to diversify stand structures in forests under restoration. The results suggest, for example, that tree density can be allowed to vary between smaller and larger areas with varying density. In addition, the proportion of spruce to birch, as well as mean diameter and variability in tree diameter can be allowed to exhibit small- and large-scale variation within the forest.</p>			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords mark connection function, variogram, local indicators of spatial association (LISA), local Geary's c, Getis and Ord G*, Voronoi polygon, Thiessen polygons, Dirichlet tessellation, local stand structure, thick-moss type, HMT-forest			
Ohjaaja tai ohjaajat –Handledare – Supervisor or supervisors Timo Kuuluvainen			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited			
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information			

Sisältö

1	Johdanto	1
1.1	Fennoskandian vanhojen pohjoisboreaalisten kuusikoiden rakenne ja dynamiikka	1
1.2	Metsäluonto on muuttunut	5
1.3	Puuston rakenteen tutkiminen	7
1.4	Työn perustelu ja tutkimuskysymykset	9
2	Aineisto ja menetelmät	11
2.1	Tutkimusalue	11
2.2	Koeala ja mittaukset	11
3	Analyysit	13
3.1	Puuston yleisrakenne	13
3.2	Puiden kasvutilan globaali vaihtelu	14
3.3	Erikokoisten puiden globaali ryhmittyneisyys	15
3.4	Puiden läpimitan ja lajin globaali spatiaalinen autokorrelaatio	16
3.5	Puiden koon ja lajin lokaali vaihtelu ja autokorrelaatio	18
3.6	Puiden kasvutilan lokaali vaihtelu	22
3.7	Käytetyt ohjelmistot ja virrehavainnot	22
4	Tulokset	23
4.1	Puuston yleisrakenne	23
4.2	Puiden kasvutilan globaali vaihtelu	25
4.3	Erikokoisten puiden globaali ryhmittyneisyys	26
4.4	Puiden läpimitan ja lajin globaali spatiaalinen autokorrelaatio	27
4.5	Puiden koon ja lajin lokaali vaihtelu ja autokorrelaatio	29
4.6	Puiden kasvutilan lokaali vaihtelu	32
5	Tulosten tarkastelu	33
5.1	Puuston yleisrakenne	33
5.2	Puuston globaali läpimittaluokittainen rakenne	35
5.3	Kuusten ja koivujen kasvutila ja spatiaalisuus globaalissa mittakaavassa	38
5.4	Puuston lokaali rakenne	40
5.5	Menetelmien ja aineiston pohdintaa	42
5.6	Tulosten soveltaminen metsien hoidossa ja ennallistamisessa	43
6	Yhteenveto	45
7	Kiitokset	47
8	Lähteet	48
	Liite: Puuston rakenteen analyysit koealan tasalaatuisesta länsiosasta	60

1 Johdanto

1.1 Fennoskandian vanhojen pohjoisboreaalisten kuusikoiden rakenne ja dynamiikka

Fennoskandian vanhat pohjoisboreaaliset kuusivaltaiset kangasmetsät ovat rakenteeltaan avoimia metsiä, joissa kuusen (*Picea abies*) lisäksi kasvaa erityisesti hieskoivua (*Betula pubescens*) (Sirén 1955, Caron ym. 2009). Puuston rakenne on seurasta puuston dynamiikasta: puiden uusiutumisesta, kasvusta ja kuolleisuudesta elottomien ja elollisten ympäristötekijöiden, kuten kilpailun säätelynä (Rathbun & Cressie 1994, Kreutz ym. 2015). Maata peittää tyypillisesti paksu kerros sammalta ja maatumatonta raakahumusta (Hesselmann 1926, Sirén 1955: 149–154). Tällainen kerros pidättää kosteutta, hidastaa maan lämpenemistä ja sitoo ravinteita vähentäen kasvien saatavilla olevien ravinteiden määrää (Bonan & Shugart 1989). Kylmän ilmaston ja epäsuotuisten maaperäolosuhteiden seurauksena puiden kasvu on hidasta ja uusiutuminen heikkoa (Sirén 1955). Seurauksena puiden kuoltua vapautuva tila täyttyy hitaasti, ja metsässä voi olla suuriakin avoimia alueita (Fraver ym. 2008, Caron ym. 2009). Tilan määrän vaihtelua eivät kuvaa niinkään yhtenäiset latvuserrokset aukkoineen, vaan pikemminkin metsässä vaihtelevat tiheimmät ja hyvinkin avoimet alueet (McCarthy 2001).

Taimettuminen painottuu näissä metsissä häiriötöntä sammalten ja varvikon peittämää metsänpohjaa suotuisammille kasvualustoille (*safe sites*) (Harper ym. 1961, Hofgaard 1993a). Näitä ovat esimerkiksi lahopuu, tuulenkaatojen juuripaakat ja niiden alta paljastunut mineraalimaa (Heikinheimo 1922: 43–44, Hofgaard 1993a, Lilja ym. 2006, Grenfell ym. 2011). Niiden taimettumista edistävää vaikutusta on selitetty mm. vähäisemmällä kilpailulla (Heikinheimo 1922: 45–47, Harmon & Franklin 1989). Myös esimerkiksi hyvillä siemenvuosilla ja kasvinsyöjillä voi olla merkitystä uudistumisen onnistumiselle (Heikinheimo 1922: 25–35, Harmon & Franklin 1989, Hofgaard 1993b, Zielonka 2006).

Puut voivat lisääntyä näissä kuusimetsissä sekä siemenistä että kasvullisesti. Heikinheimon (1920, 1922) mukaan kuusi voi lisääntyä oksista maahan juurtumalla, jolloin voi syntyä jopa pieniä kuusiryhmiä. Hänen koealoillaan Pohjois-Suomen kuusimetsissä näin oli syntynyt keskimäärin 12,7 % taimista (Heikinheimo 1922: taulu 7). Koivut uusiutuvat pääosin vesomalla, mutta myös oksista juurtumalla ja siemenistä (Heikinheimo 1922:40, Mikola 1942, Grenfell ym. 2011). Muista puulajeista esimerkiksi männyn (*Pinus sylvestris*) uudistuminen on usein heikkoa ja saattaa olla erityisen rajoittunutta sopiville taimettumisalustoille (Heikinheimo 1922: 48–49). Pihlajan (*Sorbus aucuparia*) ja raidan (*Salix caprea*) taimia saattaa joskus olla runsaastikin, mutta useimmiten näillä lajeilla suurempia puita on vähän ja kokonaistilavuus pieni (Kubin 1981, Lilja ym. 2006).

Vanhoissa pohjoisborealisissa kuusimetsissä puiden kasvu on hidasta. Taimilta voi viedä vuosikymmeniä, yli satakin vuotta kasvaa metrin korkuisiksi (Lakari 1920: 64–65, Hofgaard 1993a, Lundqvist & Nilson 2007). Myöhemmin kasvu nopeutuu ja satavuotiaiden puiden joukossa voi olla jo 10–20-metrisiä kuusia ja 5–10-metrisiä koivuja. Kuusten maksimi-ikä on 300 vuoden luokkaa (Sirén 1955, Wallenius ym. 2005). Koivuilla kuolleisuus on suurta jo noin 150–200-vuotiailla puilla.

Tyypillisesti puut kuolevat hitaasti vuosien kuluessa useiden eri tekijöiden heikentäminä (Franklin ym. 1987, Kuuluvainen 1994, Edman ym. 2007, Fraver ym. 2008, Lännpää ym. 2008). Kuolleisuustutkimuksissa tavallisimpia yksittäisiä kuolinsyitä ovat olleet sienet ja tuuli (Edman ym. 2007, Lännpää ym. 2008). Muita puita heikentäviä ja tappavia tekijöitä ovat mm. hyönteiset, lumi, suuret nisäkkäät, puiden välinen kilpailu ja puiden vanheneminen (Franklin ym. 1987, Kuuluvainen 1994, Lännpää ym. 2008). Valmiiksi heikentynyt puu on alttiimpi kaatumaan tai katkeamaan tuulessa, mutta tuuli voi kaataa tai katkoa terveitäkin puita. Puut kuolevat tavallisesti yksittäin tai pieninä ryhminä (Aakala ym. 2009, Caron ym. 2009). Harvoin sattuvat metsäpalot voivat kuitenkin tuhota puita laajalti (Hyvärinen & Sepponen 1988, Wallenius 2002, Wallenius

ym. 2005, Shorohova ym. 2011).

Metsän latvuston avoimuus ja puuston harvakasvuisuus todennäköisesti vähentävät puiden välisen kilpailun vaikutusta suhteessa sulkeutuneempiin metsiin (McCarthy 2001, Fraver ym. 2014). Kuitenkin paikallisesti tiheillä metsänkohdilla ja suurten puiden lähellä puiden välinen kilpailu on todennäköisesti voimakkaampaa kuin avoimilla aukkokohdilla (Doležal ym. 2006, Fraver ym. 2014). Puiden oksistojen mukautuminen voi edelleen vähentää valokilpailun vaikutusta (Gavrikov ym. 1993, Aakala ym. 2016, Uriadiez & Pommerening 2017). Esimerkiksi Aakala ym. (2016) havaitsivat puiden oksistojen kasvavan pois päin naapuripuista ja kohti etelää kuusi- ja mäntyvaltaisissa metsissä Värriön ja Maltion luonnonpuistoissa Itä-Lapissa. Puiden latvusten välisen valokilpailun lisäksi juuriston ja metsänpohjan kasvillisuuden osuus kilpailussa saattaa olla suuri ottaen huomioon, että niissä on huomattava osa metsän elävästä aineksestä (Havas & Kubin 1983, Taskinen ym. 2003, Doležal ym. 2006).

Vanhon pohjoisboreaalisten kuusikoiden avoimuudesta huolimatta puiden välisen kilpailun on havaittu vaikuttavan puiden uusiutumiseen, kasvuun ja kuolleisuuteen. Taimettuminen ja tainten kasvu voivat vaikeutua suurten kilpailevien puiden lähellä, vaikkakin tuloksissa on ollut vaihtelua (Hofgaard 1993a, Kuuluvainen 1994, Lundqvist & Nilson 2007, Grenfell ym. 2011). Kuitenkin avoimessa metsässä taimettuminen riippuu todennäköisesti voimakkaammin muista tekijöistä kuin suurempien puiden kilpailusta, esimerkiksi sopivien taimettumisalustojen saatavuudesta (McCarthy 2001, Grenfell ym. 2011). Fraver ym. (2014) havaitsivat kilpailun vaikuttavan selvästi puiden pohjapinta-alan kasvuun, kun huomioon otettiin mm. kilpailevien puiden koko ja lukumäärä noin 6–10 metrin säteeltä. Lännpää ym. (2008) havaitsivat joitakin selvästi kilpailun vaikutuksesta kuolleita puita, mutta hyvin vähän (5 kpl) suhteessa muilla tavoilla tai ilman yhtä selvää syytä kuolleisiin puihin (304 kpl). Doležal ym. (2006) puolestaan havaitsivat kuusten kuolevan todennäköisemmin suurten kuusten lähellä kasvaessaan.

Voimakasta paloa seuraa yleensä koivuvaltainen tasaikäinen metsänvaihe (Sirén 1955,

Lilja ym. 2006, Kreutz ym. 2015). Koivuvaltaisessa vaiheessa lämpö-, kosteus- ja maaperäolot ovat puiden kasvun kannalta suotuisammat kuin vanhan metsän vaiheessa (Sirén 1955: 271–298). Suotuisuutta selittää mm. maahan jäänyt tuhka ja ravinteikas helposti hajoava koivunlehtikarikeri siinä missä metsän vanhetessa maahan kertyy tyypillinen paksu sammal- ja raakahumuskerros. Jo nuoreen metsään kasvaa nopeasti kuusta, ja metsän vanhetessa kuusesta tulee vallitseva puulaji (Sirén 1955, Lilja ym. 2006, Kreutz ym. 2015).

Suhteellisen tasaikäinen metsän vaihe voi kestää jopa yli 300 vuotta (Lilja ym. 2006, Aakala ym. 2009). Kuitenkin ajan kanssa metsästä kehittyy mosaiikkimaisesti vaihteleva vanha metsä, jota luonnehtivat erikokoiset ja -lajiset, elävät ja kuolleet puut ja niiden muodostamat tilarakenteet (Bormann & Likens 1979, McCarthy 2001, Lilja ym. 2006, Aakala & Keto-Tokoi 2011). Puiden kuollessa jatkuvasti yksittäin ja pieninä ryhminä ja uusien puiden kasvaessa vapautuvaan tilaan puustosta kehittyy eri-ikäisrakenteinen (Caron ym. 2009, Shorohova ym. 2011). Aukkorakenteiden on ajateltu mahdollistavan mm. valoa vaativien koivujen säilymisen metsässä (Lilja ym. 2006). Myös mäntyä, raitaa, pihlajaa ja haapaa (*Populus tremula*) voi esiintyä vähemmässä määrin (Heikinheimo 1922, Lilja ym. 2006, Fraver ym. 2008). Vastaavat mosaiikkirakenteet ovat yleisestikin tyypillisiä pitkään voimakkaammista häiriöistä kehittyneille vanhoille metsille (Bormann & Likens 1979, McCarthy 2001). Lisäksi pohjoisimmissa metsissä erityistä on puiden kehityksen hitaudesta johtuva avoimuus (McCarthy 2001).

Fennoskandian vanhoissa pohjoisboreaalisisissa kuusikoissa on tehty vasta vähän tutkimusta puuston spatiaalisesta rakenteesta eli siitä, miten metsän puut ja tilat sijoittuvat suhteessa toisiinsa, miten nämä avoimet metsämosaiikit rakentuvat palasistaan. Kuitenkin tiedetään, että puusto on useimmiten tiheydeltään hyvin vaihtelevaa ja siten ryhmittynyttä (Caron ym. 2009, Fraver ym. 2014, Kreutz ym. 2015). Myös pienten puiden on havaittu kasvavan ryhmittyneesti (Doležal ym. 2006, Grenfell ym. 2011, Kreutz ym. 2015). Suuret puut sen sijaan vaikuttavat jakautuvan metsään pieniä puita tasaisemmin

(Doležal ym. 2006, Kreutz ym. 2015). Erikokoisten kuusten ja koivujen keskinäisen sijoittumisen on havaittu vaihtelevan lajien välisestä ryhmittymisestä lajien väliseen eriytymiseen ja satunnaisenkaltaiseen sijoittumiseen, mutta selkeää kokonaiskuvaa aiheesta ei vielä ole (Doležal ym. 2006, Kreutz ym. 2015). Näiden avointen metsien tilarakenteiden vaihtelua on tähän asti tutkittu vähän. Caron ym. (2009) tutkivat metsän latvusaukkoja, niiden syntymistä, kokoa ja vaikutusta puiden kasvuun. Sen sijaan yleistä kuvausta puiden tilankäytöstä laajemmalla metsäalueella ei ole tähän mennessä tehty. Spatiaalista rakennetietoa on yleisestikin Fennoskandian luonnonmetsistä vähän (Kuuluvainen & Aakala 2011)

1.2 Metsäluonto on muuttunut

Fennoskandian metsäluonto on muuttunut voimakkaasti ihmisen toiminnan seurauksena. Ihminen on jo vanhastaan vaikuttanut metsiin esimerkiksi raivaamalla niitä pelloiksi, käyttämällä niitä laitumina ja polttamalla tervaa (Esseen ym. 1997). Silti vielä 1800-luvulla alueella oli vielä melko runsaasti luonnontilaisia tai lähes luonnontilaisia metsiä, erityisesti pohjoisessa, jonkin verran myös etelämpänä (Östlund ym. 1997, Lindholm 2004). Viime vuosisadalla valtaosa alueen metsistä muutettiin aktiivisesti hoidettaviksi talousmetsiksi (Esseen ym. 1997). Luonnontilaisia, pääosin nyt jo suojeltuja metsiä jäi jäljelle lähinnä vähätuottoisille pohjoisille ja korkeille alueille (Aksenov ym. 1999).

Metsäluonnon muutosten myötä suuri joukko metsälajeja on uhanalaistunut (Rassi ym. 2010, Henriksen & Hilmo 2015, Sandström ym. 2015). Metsien muutokset ovatkin Fennoskandiassa tärkein lajien uhanalaistumisen syy elinympäristöjen umpeenkasvun ohella. Suomessa metsien muutokset on arvioitu syyksi 693 uhanalaisen ja 576 silmäläpidettävän lajin vähenemiseen (Rassi ym. 2010: 50–51).

Lajien uhanalaistumiskehityksen pysäyttämiseksi ja metsäluonnon monimuotoisuuden turvaamiseksi tarvitaan tietoa luonnontilaisten metsien rakenteesta ja toiminnasta (Landres ym. 1999, Kuuluvainen ym. 2002). Fennoskandian luonnontilaisten metsien

olennaisimmat rakenteen ja toiminnan piirteet ymmärretään, mutta kokonaiskuva luonnonmetsien vaihtelevuudesta on vajavainen (Kuuluvainen ym. 2002, Kuuluvainen & Aakala 2011). Spatiaalisen rakennetiedon lisäksi puuttuu tietoa näiden metsien vaihtelevuudesta esimerkiksi metsätyypin, kehitysvaiheen ja maantieteellisen sijainnin mukaan (Kuuluvainen & Aakala 2011). Tieto luonnonmetsien rakenteesta ja toiminnasta voi lisäksi auttaa kehittämään todennukaisempaa mallinnusta tai ymmärtämään, miten metsäluonto tulee muuttumaan ilmastonmuutoksen myötä (Keane ym. 2009).

On ajateltu, että metsäluonnon monimuotoisuus voidaan turvata jäljittelemällä luonnontilaisten metsien koko rakenteen ja toiminnan vaihtelevuutta niiden luontaisen vaihteluvälin (*natural range of variability*) rajoissa (Landres ym. 1999, Kuuluvainen ym. 2002). Voidaan jäljitellä esimerkiksi luontaista häiriödynamiikkaa, joka yhdessä käynnistyvien sukkessioiden kanssa selittää suurta osaa metsien luontaisesta vaihtelusta (Angelstam 1998, Bergeron 2002, Kuuluvainen ym. 2002, Keane ym. 2009). Lisäksi jäljelle jääneitä luonnonmetsiä voidaan kuvata ns. vertailuekosysteemeiksi (*reference ecosystem*), joihin ennallistettavia ja talousmetsiä voidaan verrata (Halme ym. 2013).

Luonnostaan suuri osa Fennoskandian metsistä on ollut erilaisia osittaisten ja pienimuotoisten häiriöiden muokkaamia vanhoja metsiä (Kuuluvainen & Aakala 2011, Shorohova ym. 2011). Niissä puut kuolevat yksittäin tai ryhmittäin esimerkiksi sienten, hyönteisten tai tuulen tappamina, varsinkin männiköissä suurempinakin joukkoina pinta-paloissa. Vanhojen metsien ja niille tyypillisten rakennepiirteiden, kuten lahoppuun, lehtipuiden ja suurten vanhojen puiden, voimakas väheneminen ovat tärkeimpiä metsälajiston uhanalaistumisen syitä (Esseen ym. 1997, Rassi ym. 2010). Kuitenkin vastaavia metsänrakenteita ja niitä muokkaavia pienimuotoisia häiriöitä voitaisiin jäljitellä nykyistä enemmän erilaisiin osittaisiin hakkuisiin perustuvalla jatkuvalla metsänkasvatuksella (Lähde ym. 1999, Bergeron ym. 2002, Larsen & Nielsen 2007, Kuuluvainen ym. 2012). Luonnostaan voimakkaat häiriöt ja niitä seuraavat tasaikäiset metsät ovat olleet suhteellisen harvinaisia, mutta niitäkin voitaisiin jäljitellä vähäisemmässä määrin avohakkuilla

ja tasaikäisillä metsillä (Kuuluvainen 2002).

1.3 Puuston rakenteen tutkiminen

Metsän rakennetta tutkittaessa puuston rakenne on luonnollisesti tärkeä tutkimuskohde (Kuuluvainen ym. 1996). Puuston rakenne kehittyy jatkuvasti puiden kehityskaaren edetessä taimettumisesta kasvun kautta kuolemaan ja lahoamiseen vuorovaikutuksessa puiden elollisen ja elottoman ympäristön kanssa. Tällöin puuston rakennetta tutkimalla saadaan epäsuoraa tietoa myös puuston dynamiikasta.

Puuston tietynhetkisen rakenteen voi ajatella määräytyvän yksiselitteisesti sen perusteella, missä kohtaa metsässä sijaitsee minkinlainen puu (vrt. esim. Kint ym. 2003). Tällöin puuston rakennetta voidaan tutkia puiden ominaisuuksien kannalta, puiden sijaintien kannalta tai ominaisuuksien ja sijaintien kannalta yhtä aikaa. Tavallisimmin puuston rakennetta on tutkittu pelkästään puiden ominaisuuksien kannalta välittämättä niiden sijainneista, aspatiaalisesti (McCarthy 2001). Tällöin voidaan tarkastella esimerkiksi, minkä verran erikokoisia ja -lajisia puita metsässä on tietyllä alalla (esim. Linder ym. 1997). Se, millaisia puita metsässä on, tarjoaa lähtökohdan puuston rakenteen tutkimukselle. Lisäksi monet metsälajit ovat suoraan riippuvaisia juuri tietynlaisesta elävästä tai lahosta puusta (Tikkanen ym. 2006). Kun puuston rakennetta tarkastellaan tarkemmin puiden sijainnit huomioon ottaen, tarkastellaan puuston spatiaalista rakennetta.

Puiden sijaintien muodostamaa kokonaisuutta voidaan tutkia esimerkiksi tarkastelemalla, kuinka ryhmittynyttä tai tasaisesti jakautunutta puusto on eri mittakaavoissa (Penttinen ym. 1992). Vertailukohtana toimii täysi spatiaalinen satunnaisuus (*complete spatial randomness*). Täysin satunnaisessa puustossa puiden sijaintien voidaan ajatella määräytyvän niin, että jokaisen sijainnin todennäköisyys on sama ja muiden puiden sijainneista riippumaton. Ryhmittyneessä puustossa puilla on taipumusta sijaita satunnaista lähempänä toisiaan. Tasaisesti jakautuneessa puustossa puilla on taipumusta sijaita satunnaista kauempana toisistaan. Taipumus ryhmittyneisyyteen tai tasaiseen ja-

kautumiseen riippuu mittakaavasta. Esimerkiksi pieniä puuryhmiä voisi sijaita tasaisin välein suhteessa toisiinsa. Puiden ryhmittyneisyys tai tasainen jakautuminen voi kertoa esimerkiksi uudistumisesta ryhmittäin tai tiheysperäisestä kuolleisuudesta (Kreutz ym. 2015, Uriá-Diez & Pommerening 2017). Toisaalta jonkin juuri tietynlaisen puutyypin jakautuminen metsässä voi olla mielenkiintoista esimerkiksi kyseisenlaisesta puusta riippuvaisten lajien leviämisen kannalta (Edman & Jonsson 2001, Riiali ym. 2001).

Puiden ominaisuuksia ja sijainteja voidaan tarkastella yhtä aikaa esimerkiksi puiden ominaisuuksien spatiaalisen autokorrelaation kautta (Legendre & Fortin 1989). Spatiaalinen autokorrelaatio voidaan määritellä sellaiseksi muuttujan arvojen tilalliseksi riippuvuudeksi, että tiedettäessä muuttujan arvo yhdessä kohtaa voidaan ennustaa jotain muuttujan arvosta toisessa kohtaa. Ekologiassa tyypillisesti lähekkäiset arvot ovat keskimäärin kaukaisia tai satunnaisesti valittuja arvoja samankaltaisempia. Tällöin kyseessä on positiivinen spatiaalinen autokorrelaatio. Lähekkäisten arvojen ollessa erilaisempia kyseessä on negatiivinen spatiaalinen autokorrelaatio. Esimerkiksi puiden läpimitan autokorrelaatio voi kertoa puiden uudistumisdynamiikasta, kilpailusta tai puiden muodostamista rykelmärakenteista (Biondi ym. 1994, Doležal ym. 2006, Wyszomirski & Weiner 2009). Toisaalta puiden koon autokorrelaatorakenne kertoo samalla esimerkiksi metsän latvusrakenteen vaihtelevuudesta, jonka on edelleen havaittu olevan yhteydessä mm. lintujen lajimäärään (MacArthur & MacArthur 1961, Kuuluvainen ym. 1996).

Puiden lisäksi puuston rakenteessa mielenkiintoista on puiden välinen tila, joka myös määräytyy erilaisten puiden keskinäisen sijoittumisen perusteella. Puiden välisen tilan määrä kertoo esimerkiksi puiden välisestä kilpailusta ja puuston häiriödynamiikasta (Kuuluvainen 1994, Mori & Takeda 2003, Caron ym. 2009, Lundqvist & Elfving 2010, Fraver ym. 2014). Toisaalta tilan määrän vaihtelu kertoo metsästä lajien elinympäristönä esimerkiksi pienilmastojen ja valoisuuden vaihtelun kautta (Kuuluvainen 1994, Jones ym. 1997, Aussenac 2000, Tikkanen ym. 2006).

Koealan puustoa voidaan tarkastella koko koealalta keskimäärin (globaalisti) tai koea-

lan sisäisen paikallisen vaihtelun kautta (lokaalisti) (Boots 2002, Anselin 1995). Globaalit analyysit antavat yhteenvedon koealan keskimääräisestä rakenteesta. Ne kuitenkin kadottavat tiedon rakenteen alueellisesta vaihteluvälistä. Tätä paikallista vaihtelevuutta voidaan arvioida lokaaleilla analyyseillä. Puuston rakenteen lokaali vaihtelu on myös mielenkiintoinen osa metsän luontaista vaihteluväliä ja rakenteellista monimuotoisuutta. Metsien rakenteellinen vaihtelu puolestaan heijastuu yleisesti elinympäristöjen ja lajien monimuotoisuuteen (Hansen ym. 1991).

Pienet koealat voivat olla rakenteeltaan suhteellisen tasalaatuisia, mutta erityisesti suurilla tai ympäristöoloiltaan vaihtelevilla koealoilla rakenne voi alueittain poiketa selvästi keskimääräisestä (Anselin 1995, Boots 2002). Tällaisessa tilanteessa pelkkä globaali analyysi voi antaa puuston rakenteesta liian yksinkertaisen kuvan tai olla jopa harhaanjohtava. Esimerkiksi, jos puustossa on keskiläpimitaltaan tai tiheydeltään poikkeavia osa-alueita, tieto näistä kadotetaan globaaleissa analyyseissä eikä poikkeavien alueiden vaikutusta globaaleihin tuloksiin pystytä arvioimaan. Lokaalit poikkeamat puiden läpimitassa tai tiheydessä voisivat näkyä läpimitan autokorrelaationa tai puuston ryhmittyyneisyytenä, vaikka poikkeavien osa-alueiden sisällä autokorrelaatiota tai ryhmittyyneisyyttä ei olisi. Monet globaalit analyysit olettavatkin puuston olevan rakenteeltaan tasalaatuisia. Koealan tasalaatuisuuden olettavat mm. puuston ryhmittyyneisyyttä kuvaavat L-funktiot sekä spatiaalista autokorrelaatiota kuvaavat variogrammit ja merkkiyhteysh-funktiot (*mark connection function*) (Baddeley ym. 2000, Kint ym. 2003, Illian ym. 2008: 331). Tällaisten analyysien yhteydessä rakenteen mahdollinen lokaali vaihtelevuus on otettava huomioon, erityisesti laajoilla rakenteeltaan vaihtelevilla koealoilla.

1.4 Työn perustelu ja tutkimuskysymykset

Fennoskandian vanhojen pohjoisboreaalisten kuusimetsien spatiaalisesta rakenteesta on vielä varsin vähän tietoa. Näiden metsien tiedetään olevan tiheydeltään vaihtelevia, latvukseltaan avoimia ja aukkoisia. Kuitenkaan yleistä tilarakenteen vaihtelun ja puiden

kasvutilojen kuvausta ei ole näissä metsissä tehty. Lokaaleja puuston kuvauksia on tehty esimerkiksi puukarttoina (esim. Havas & Kubin 1983, Lilja ym. 2006, Kreutz ym. 2015) tai puuston kasvunopeus- ja kilpailukarttoina (Fraver ym. 2014). Kuitenkaan yleistä lokaalin rakenteen vaihtelun kuvausta suurelta metsäalalta ei ole näissä metsissä tehty. Eri-kokoisten ja -lajisten puiden keskinäistä sijoittumista on globaalisti tutkittu jonkin verran eri näkökulmista (Hofgaard 1993a, Doležal ym. 2006, Grenfell ym. 2011, Fraver ym. 2014, Kreutz ym. 2015). Selkeää kokonaiskuvaa aiheesta ei vielä ole. Yhtenä tutkimuksen rajoitteena on ollut se, että Fennoskandian luonnonmetsien rakennetta on useimmiten tutkittu pieniltä koealoilta (Kuuluvainen & Aakala 2011). Suuri koeala mahdollistaisi metsän sisäisen mahdollisesti monessa mittakaavassa tapahtuvan vaihtelun tutkimisen.

Tämän työn aineistona on suuri (8,8 ha) puustoltaan kartoitettu koeala Värriön luonnonpuistossa Itä-Lapissa (60,34° N 25,09° E). Osana laajempaa tutkimushanketta mitattu koeala on tyypillistä vanhaa pohjoisboreaalista kuusimetsää. Pro gradu -työni tavoitteena on kuvata puiden kasvutilojen vaihtelua ja puuston spatiaalista rakennetta koealalla sekä globaalissa että lokaalissa mittakaavassa. Tarkemmat tutkimuskysymykset ovat:

- 1) Minkä verran metsässä on erikokoista ja -lajista elävää ja kuollutta puuta?
- 2) Miten elävien puiden kasvutilan määrä vaihtelee globaalisti ja lokaalisti sekä puun lajin ja koon mukaan?
- 3) Miten erikokoiset ja -lajiset puut sijoittuvat suhteessa toisiinsa globaalisti ja lokaalisti?

Työn tulokset täydentävät toistaiseksi melko vähäistä tietoa Fennoskandian vanhojen pohjoisboreaalisten kuusimetsien rakenteesta. Työ kuvaa tiettävästi ensimmäistä kertaa Fennoskandiassa luonnonmetsän puiden kasvutilojen ja puuston lokaalin rakenteen vaihtelevuutta suurelta koealalta. Tuloksia voidaan soveltaa metsien monimuotoisuuden huomioon ottavassa talousmetsien hoidossa ja metsien ennallistamisessa.

2 Aineisto ja menetelmät

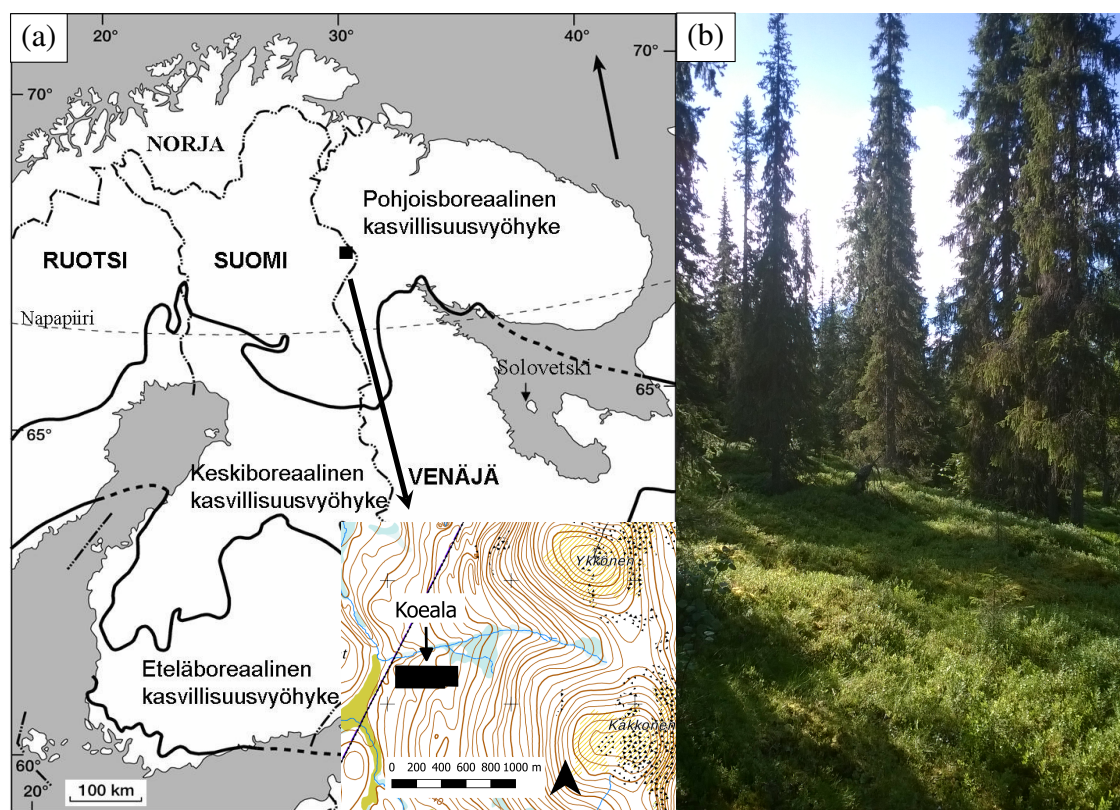
2.1 Tutkimusalue

Värriön luonnonpuisto on lähes luonnontilaisena säilynyt alue, jonka luontotyypeihin kuuluvat mm. metsät, suot, tunturit, joet ja kurut (Osara 1989, Aakala ym. 2016). Metsät ovat pääosin mänty- tai kuusivaltaisia, ja sekapuuna on usein hieskoivua. Alueen metsiä ei tiettävästi ole ikinä hakattu. Sen sijaan metsäpalot ovat olleet mäntyvaltaisissa metsissä varsin tavallisia siinä, missä osa kuusivaltaisista metsistä on säilynyt satoja vuosia palamatta (Aakala 2018). Luonnonpuistossa kulkeminen on luvanvaraista muille kuin paikallisille asukkaille. Siksi alueella on tutkimusaseman toiminnan lisäksi vain vähän ihmisvaikutusta. Kuitenkin alue on poronhoitoaluetta, jolla porot vaikuttavat jäkälikköön ja kasvillisuuteen (Susiluoto ym. 2008). Vuosina 1980–2010 alueen keskilämpötila oli $-0,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ ja vuotuinen sademäärä keskimäärin 601 mm (Pirinen ym. 2012: 54–55). Luonnonpuiston kallioperä koostuu pääasiassa gneissikomplekseista (Korsman ym. 1997).

2.2 Koeala ja mittaukset

Koeala sijaitsee lähellä luonnonpuiston keskiosia Ykkösen (tunturi) lounaispuolella (kuva 1). Koeala on mitattu kesinä 2016 ja 2017, joista jälkimmäisenä olin itse mukana mittaamassa. Koealan muoto vastaa 180 m x 500 m -kokoista suorakulmiota, jonka kulmasta puuttuu 20 m x 100 m pala. Koeala on perustettu vanhan metsän alueelle, jolla ei näy merkkejä tulipaloista tai hakkuista. Alueella aiemmin mitatuista kuusista vanhimmat olivat yli 300-vuotiaita (Jukko 2010). Koeala on sijoitettu mahdollisimman tasalaatuiselle alueelle. Kuitenkin koealan itäosassa on pienehkö soistunut ja pintavesivaikutteinen alue. Tämän alueen vetisessä länsiosassa kasvaa runsaasti mm. pohjanpajua (*Salix lapponum*). Alueen itäosassa on rämettä ja pieni nevalaikku.

Koealan metsä on tyypillistä kerrossammal-mustikkatyypin (HMT) kuusikkoa eli



Kuva 1. (a) Koealan sijainti ja boreaalisen vyöhykkeen osavyöhykkeet Kalelan (1961) ja Ahdin ym. (1968) mukaan, (b) koealan avoimen aukkoista metsää (kts. myös kansikuva). Vyöhykekartta on muokattu Walleniuksen (2002) kartasta ja maastokartta on muokattu Maanmittauslaitoksen maastokarttarasterista 1:50 000 (27.5.2018).

paksusammalkuusikkoa (Cajander 1926). Vallitsevana puulajina on kuusi. Sekapuuna on runsaasti hieskoivua, jota ei tässä yhteydessä eroteltu mahdollisista rauduskoivuista (*Betula pendula*). Vähäisessä määrin kasvaa pihlajaa, raitaa ja mäntyä. Pensaskerroksessa kasvaa lähinnä katajaa (*Juniperus communis*). Kenttäkerrosta vallitsevat varvut, kuten mustikka (*Vaccinium myrtillus*), puolukka (*V. vitis-idaea*) ja variksenmarja (*Empetrum nigrum*). Niukoista ruohoista kasvaa mm. kultapiiskua (*Solidago virgaurea*), kangasmaitikkaa (*Melampyrum pratense*) ja metsätähteä (*Trientalis europaea*), heinistä mm. metsälauhaa (*Deschampsia flexuosa*).

Koealta mitattiin kaikki yli 1,3 m pitkät puut Field-Map-laitteistolla (Hédl ym.

2009) ja mittasaksilla. Puista mitattiin sijainti, pituus ja läpimitta rinnankorkeudelta (1,3 m). Ylös merkittiin puulaji ja se, olivatko puut eläviä vai kuolleita. Rakenteen mukaan ehjät pystypuut eroteltiin katkenneista, kaatuneista ja vinoista. Katkenneista elävistä puista merkittiin, näkyikö katkennut latvaosa maassa. Puiden pituus mitattiin syntypisteestä korkeimpaan kohtaan. Mukaan mittauksiin tulivat myös kaatuneet ym. puut, jotka olivat pystyssä ja ehjinä ollessaan ylittäneet rinnankorkeuden.

Koivut muodostivat usein monirunkoisia vesasyntyisiä rykelmiä. Myös kuusella esiintyi toisinaan useampia runkoja. Tästä syystä selvästi samaksi yksilöksi arvioitunut rungot mitattiin yhtenä puuna, jonka tiedot merkittiin pisimmän rungon mukaan. Sivurungoista mitattiin vain läpimitta.

3 Analyysit

3.1 Puuston yleisrakenne

Kuvasin puuston yleistä rakennetta ja elävän ja kuolleen puuston määrää taulukoimalla perustiedot puiden lukumääristä, tiheydestä, tilavuudesta, pituudesta ja läpimitasta. Taulukoin tiedot lajiteltuna samanaikaisesti puun lajin (kuusi, koivu, kaikki lajit) ja elävyyden (elävä, kuollut, kaikki) mukaan. Lisäksi piirsin elävien ja kuolleiden kuusten ja koivujen läpimittajakaumat. Näihin perusanalyysieihin otin mukaan myös tiedot puiden sivurungoista siltä osin kuin ne oli mitattu. Muista analyyseistä jätin sivurungot pois. Koska lähes kaikki koealan puut olivat joko kuusia tai koivuja, keskityin työssä näihin lajeihin.

Arvioin puiden tilavuudet Laasasenahon (1982) tilavuusyhtälöillä. Ehjille pystypuille laskin tilavuudet käyttämällä mitattua läpimittaa ja pituutta. Muille puille ja sivurungoille arvioin pituuden käyttämällä ehjien puiden perusteella sovittamaani Näslundin pituusmallia (Näslund 1936:43, yhtälö 7), koska runkokäyrän käyttö edellyttää tietoa

puiden ehjistä pituudesta. Käytin kuusille sovittamaani pituusmallia kuusille ja männyille, koivuille sovittamaani mallia lehtipuille. Jos elävällä puulla oli maassa näkyvä katkennut latva, laskin sen kuolleiden puiden tilavuuteen.

3.2 Puiden kasvutilan globaali vaihtelu

Tässä määrittelen puun kasvutilan puuta vastaavan Voronoi-monikulmion pinta-alana (Illian ym. 2008: 46–48). Voronoi-monikulmioita laskettaessa metsän pinta ajatellaan tasoksi. Taso jaetaan puiden kesken monikulmioihin. Monikulmion muodostaa se kutakin puuta ympäröivä alue, jonka sisällä lähin puu on monikulmion oma puu. Tällöin monikulmioiden rajat sijoittuvat kohtiin, joista on yhtä pitkä matka kahteen tai useampaan puuhun. Kasvutila jaetaan siis eräässä mielessä tasan puiden kesken. Puiden Voronoi-monikulmiot määräytyvät pelkästään puiden sijaintien perusteella. Ne eivät ota huomioon puiden ominaisuuksia, kuten puiden kokoa. Kuitenkin ne ovat yksinkertainen ja objektiivinen tapa arvioida puiden ympärillä olevan tilan määrää ja puuston paikallista tiheyttä.

Laskin kasvutilan määrän eläville puille. Kuvasin kasvutilan määrän yleistä vaihtelua piirtämällä kasvutilojen jakauman. Lisäksi kuvasin kasvutilan määrän vaihtelua puun läpimitan ja lajin mukaan piirtämällä kasvutilan jakaumat erikseen kuusille ja koivuille läpimittaluokittain. Käytin tasaisia läpimittaluokkia 5 cm välein 25 cm asti ja yhtä läpimittaluokkaa tätä paksummille puille. Vertailin jakaumia myös taulukoimalla jakaumien kvartiilit ja keskiarvon. Koealan ulkopuolisista puista ei ole tietoa, mikä vääristää reunimmaisista monikulmioita. Siksi jätin kasvutilajakaumista pois mahdollisesti vääristyneet monikulmiot Kenkelin ym. (1989) mukaisesti.

Jakaumien piirtämistä varten arvioin kasvutilajakaumien tiheyden kernel-arviolla (Illian ym. 2008: 482). Käytin Epanechnikovin kerneliä, jonka leveys perustuu keskihajontaan ja kvartiiliväliin (Silverman 1986: 48, yhtälö 3.31). Reunavaikutuksen korjasin heijastuskorjauksella (*reflection method*) (Illian ym. 2008: 482). Saatujen tiheysfunk-

tioiden arvot eivät lähesty nollaa kasvutilan lähestyessä nollaa. Siitä huolimatta tiheysfunktio arvioivat melko hyvin kasvutilajakaumien muotoja ja sopivat siten jakaumien piirtämiseen.

3.3 Erikokoisten puiden globaali ryhmittyneisyys

Tutkin erikokoisten puiden sijaintien ryhmittyneisyyttä käyttämällä ns. L-funktiota, joka on ns. K-funktion muunnos (Ripley 1977, Penttinen ym. 1992). Kun puuston tiheys on λ , niin $\lambda K(r)$ kertoo puun keskimääräisen naapurien määrän säteeltä r . Puiden ollessa täysin satunnaisesti sijoittuneita K-funktion odotusarvo on r -säteisen ympyrän pinta-ala πr^2 (Haase 1995, Mateu ym. 1998). Jos puilla on taipumusta sijaita ryhmittyneesti, funktio saa korkeampia arvoja. Jos puilla on taipumusta jakautua tilaan tasaisesti, funktio saa matalampia arvoja.

K-funktiosta saadaan helpommin tulkittava L-funktio jakamalla se piillä, ottamalla neliöjuuri ja vähentämällä arvosta käytettävä säde, eli

$$L(r) = \sqrt{\frac{K(r)}{\pi}} - r.$$

Tällöin satunnaisesti sijoittuneella puustolla L-funktion odotusarvo on yksinkertaisesti 0 (Illian ym. 2008:217). Jos puilla on taipumusta sijaita ryhmittyneesti, funktio saa korkeampia arvoja. Jos puilla on taipumusta jakautua tilaan tasaisesti, funktio saa matalampia arvoja.

Tässä tutkin puiden kokoluokittaista taipumusta ryhmittymiseen tai tasaiseen jakautumiseen laskemalla L-funktiot eläville puille läpimittaluokittain. Käytin läpimittaluokkia 0–25 cm viiden sentin välein ja yhtä luokkaa tätä suuremmille puille. Puuston ryhmittyneisyyden ja tasaisen jakautuneisuuden tilastollista merkitsevyyttä on mahdollista arvioida vertaamalla havaittua L-funktiota täyden spatiaalisen satunnaisuuden perusteella simuloituihin L-funktioihin (Penttinen ym. 1992). Kuitenkin koealan suo aiheutti puuston tiheydessä säännönmukaista vaihtelua, joten ei olisi ollut mielekäästä verrata tässä

havaittuja rakenteita spatiaalisesti täysin satunnaisiin simulaatioihin. Yksinkertaisuuden ja helpon tulkinnan vuoksi en myöskään käyttänyt tiheyden vaihtelun huomioon ottavia muunnoksia L-funktioista (Baddeley ym. 2000, Getzin ym. 2008).

3.4 Puiden läpimitan ja lajin globaali spatiaalinen autokorrelaatio

Tutkin erikokoisten puiden keskinäistä sijoittumista ja läpimitan spatiaalista autokorrelaatiota globaalisti käyttämällä ns. variogrammia. Variogrammi ilmaisee kahden pisteen muuttujan arvojen odotusarvoisen varianssin etäisyysvektorin funktiona. Variogrammi $\gamma(\mathbf{h})$ määritellään yhtälöllä (Kint ym. 2003):

$$\gamma(\mathbf{h}) = \frac{1}{2} \text{Var}[Z(\mathbf{x}) - Z(\mathbf{x} + \mathbf{h})],$$

missä Var kuvaa varianssia, $Z(\mathbf{x})$ on muuttujan Z arvo pisteessä \mathbf{x} ja \mathbf{h} on etäisyysvektori. Variogrammi arvioidaan aineistosta kaavalla (Kint ym. 2003):

$$\gamma(\mathbf{h}) = \frac{1}{2N(\mathbf{h})} \sum_{i=1}^{N(\mathbf{h})} [z(\mathbf{x}_i) - z(\mathbf{x}_i + \mathbf{h})]^2,$$

missä $z(\mathbf{x}_i)$ on muuttujan Z arvo pisteessä \mathbf{x}_i ja $N(\mathbf{h})$ on etäisyysvektorin \mathbf{h} erottamien pisteiden lukumäärä aineistossa. Laskettaessa aineisto jaetaan etäisyysluokkiin, joille variogrammin arvot lasketaan. Variogrammi riippuu määritelmällisesti etäisyysvektorin \mathbf{h} suunnasta ja suuruudesta. Jos havaitaan, että suunnalla ei ole vaikutusta variogrammin arvoihin, voidaan laskea suunnasta riippumaton variogrammi (Rossi ym. 1992, Kint ym. 2003).

Spatiaalisen autokorrelaation puuttuessa variogrammin arvot ovat lähellä muuttujan varianssia (Legendre & Fortin 1989, Kint ym. 2003). Positiivisen autokorrelaation tapauksessa arvot ovat tätä matalampia. Negatiivisen autokorrelaation tapauksessa arvot ovat suurempia. Tyypillinen tilanne on etäisyyden myötä heikkenevä positiivinen autokorrelaatio. Tällöin variogrammin arvot kasvavat etäisyyden myötä tasoittuen lopulta

lähelle muuttujan varianssia. Illian ym. (2008) esittelevät muita variogrammin arviointitapoja, jotka ottavat huomioon koealan reuna-alueen vaikutuksen. Tässä tapauksessa reunakorjaus ei olisi juuri muuttanut lopputulosta. Siksi valitsin yksinkertaisemman ja usein käytetyn reunakorjauksettoman variogrammin (esim. Biondi ym. 1994, Kuuluvainen ym. 1996, Kint ym. 2003).

Tässä laskin variogrammin elävien puiden läpimitalle (senttimetreinä). Tarkistettuaani silmämääräisesti, ettei variogrammi riipu suunnasta, laskin suunnasta riippumattoman variogrammin. Variogrammi kertoo vain puiden läpimitan samankaltaisuudesta tietyllä etäisyydellä mutta ei sitä, minkä kokoisia puut kyseisellä etäisyydellä ovat. Siksi piirsin etäisyysluokittain puuparien keskimääräisen keskiläpimitan, keskimääräisen minimiläpimitan ja keskimääräisen maksimiläpimitan. Tiukasti ajateltuna puille laskettu variogrammi on merkkivariogrammi (*mark variogram*) (Illian ym. 2008: 341–345). Vastaa- vasti puuparien läpimitan keskimääräinen keskiarvo, maksimi ja minimi voidaan ajatella merkkikorrelaatiofunktioina (*mark correlation function*), joissa testifunktiona on muuttujan arvojen keskiarvo, maksimi ja minimi.

Tutkin erilajisten puiden keskinäistä sijoittumista ja puulajin spatiaalista autokorrelaatiota käyttämällä luokittaisille muuttujille sopivaa ns. merkkiyhteysfunktioita (*mark connection function*) isotropisella reunakorjauksella (Illian ym. 2008: 188, 219, 325, 331). Erilajisia puita tutkittaessa merkkiyhteysfunktio $p_{ij}(r)$ voidaan tulkita todennäköisyydeksi, että otettaessa kaksi etäisyyden r erottamaa puuta puiden lajit ovat i ja j . Merkkiyhteysfunktio voidaan määritellä kaavalla:

$$p_{ij}(r) = \frac{Q_{ij}(r)}{Q(r)}, r > 0,$$

missä osoittaja $Q_{ij}(r)$ kuvaa todennäköisyyttä, että otettaessa kaksi äärettömän pientä ympyrää, joiden keskipisteiden etäisyys on r , ympyröiltä löytyy lajin i ja j puut. Nimittäjä $Q(r)$ kuvaa todennäköisyyttä, että vastaavilta ympyröiltä löytyy puu ylipäätänsä. Spatiaalisen autokorrelaation puuttuessa merkkiyhteysfunktion arvot ovat suhteessa la-

jien yleisyyteen. Tällöin $p_{ii}(r) \equiv p_i^2$ ja $p_{ij}(r) \equiv 2p_i p_j$, kun $i \neq j$, missä p_i ja p_j ovat lajien i ja j osuudet puista. Lisäksi etäisyyden kasvaessa mahdollisen spatiaalisen riippuvuuden oletetaan heikkenevän. Tällöin funktioiden arvot lähestyvät samoja tilallisesti riippumattomia arvoja, eli $\lim_{r \rightarrow \infty} p_{ii}(r) = p_i^2$ ja $\lim_{r \rightarrow \infty} p_{ij}(r) = 2p_i p_j$, kun $i \neq j$.

Toisin sanoen merkkiyhteysfunktioilla voidaan arvioida etäisyyskohtaisesti todennäköisyydet kullekin puulajin yhdistelmälle (Illian ym. 2008: 331, Pommerening ym. 2011). Jos merkkiyhteysfunktioiden arvot poikkeavat selvästi satunnaistilanteesta odotetuista arvoista ja esimerkiksi lähekkäiset puut ovat odotettua todennäköisemmin samaa lajia, puulajin esiintymisessä voidaan katsoa esiintyvän spatiaalista autokorrelaatiota. Laskin merkkiyhteysfunktion kuusi-kuusipareille, koivu-koivupareille ja kuusi-koivupareille.

3.5 Puiden koon ja lajin lokaali vaihtelu ja autokorrelaatio

Globaalit autokorrelaation analyysit ilmaisevat autokorrelaation koko koealalta keskimäärin. Tällöin kuitenkin kadotetaan tieto autokorrelaatorakenteen paikallisesta vaihtelusta, jota voi esiintyä varsinkin suurilla koealoilla (Anselin 1995, Boots 2002). Siksi autokorrelaatorakennetta kannattaa tarkastella globaalin keskiarvoisen rakenteen lisäksi sen paikallisen vaihteluvälin kannalta. Tätä paikallista vaihtelua voidaan tutkia ns. paikallisilla autokorrelaatioindekseillä, jotka hajottavat globaalin autokorrelaation lokaaleihin osatekijöihinsä. Samalla näillä indekseillä voidaan antaa yleiskuva muuttujan arvojen vaihtelusta koealalla, jolloin niitä voidaan käyttää erilaisten puiden keskinäisen sijoittumisen lokaaliin tarkastelemiseen.

Tutkin erikokoisten puiden lokaalia keskinäistä sijoittumista ja puiden läpimitan lokaalia autokorrelaatiota käyttämällä kahta paikallista autokorrelaatioindeksiä: paikallista Gearyn c-indeksiä (Geary 1954, Anselin 1995) ja Getisin ja Ordin G^* -indeksiä (Getis & Ord 1992, Ord & Getis 1995). Laskin indeksit puiden läpimitalle senttimetreinä. Tällöin puulle laskettu paikallinen Gearyn c-indeksi kertoo, kuinka samansuuruinen puu on

suhteessa sen lähellä sijaitseviin puihin. Ajatukseltaan ja laskentatavaltaan se on verrattavissa variogrammiin. Se ei kuitenkaan kerro, minkä kokoisia lähekkäiset puut ovat. Siksi käytin Getisin ja Ordin G^* -indeksiä, joka sopivasti määriteltynä on muuttujan arvon paikallinen keskiarvo. Tällöin paikallista G^* -indeksiä voidaan käyttää yleisesti kuvaamaan muuttujan arvojen jakautumista metsässä, ja paikallista c -indeksiä voidaan käyttää kuvaamaan muuttujan arvojen paikallista vaihtelevuutta.

Paikallinen Gearyn c -indeksi voidaan määritellä seuraavasti (Anselin 1995):

$$c_i(d) = \sum_j w_{ij}(d)(z_i - z_j)^2, i \neq j,$$

missä $c_i(d)$ on etäisyydelle d lasketun indeksin arvo puulle i ja z_i ja z_j ovat muuttujan Z arvot puille i ja j . Lisäksi $w_{ij}(d) = 1$, jos puut i ja j ovat etäisyyden d sisällä toisistaan, ja $w_{ij}(d) = 0$ muutoin. Tällä tavoin määriteltä indeksin arvo on erotusten neliöiden summa, jossa summattavia tekijöitä on yhtä monta kuin puulla on naapureita. Tällöin paikallisen c -indeksin arvo riippuu puiden tiheydestä puun i ympärillä. Tämän vaikutuksen poistamiseksi puulle laskettu indeksin arvo voidaan standardoida keskiarvoiseksi erotuksen neliöksi jakamalla indeksin arvo puun naapuripuiden lukumäärällä (lukematta puuta itseään mukaan). Kaava saadaan muotoon:

$$c_i(d) = \frac{\sum_j w_{ij}(d)(z_i - z_j)^2}{\sum_j w_{ij}(d)}, i \neq j. \quad (1)$$

Alkuperäinen Getisin ja Ordin G^* -indeksi määriteltiin (Getis & Ord 1992, Ord & Getis 1995):

$$G_i^*(d) = \frac{\sum_j w_{ij}(d)z_j}{\sum_j z_j},$$

missä $G_i^*(d)$ on etäisyydelle d lasketun indeksin arvo puulle i , $w(d)$ on yllä mainitun kaltainen matriisi ja z_j on puun j muuttujan Z arvo. Nimittäjä $\sum_j z_j$ on vakio, joka voidaan jättää pois, jotta indeksille saadaan sama yksikkö kuin muuttujalla. Kun vielä

indeksi jaetaan summattavien tekijöiden lukumäärällä (puu ja sen naapuripuut) kuten yllä, saadaan tulokseksi:

$$G_i^*(d) = \frac{\sum_j w_{ij}(d)z_j}{\sum_j w_{ij}(d)} \quad (2)$$

Satunnaistilanteessa, jossa kaikki muuttujan mitattujen arvojen jakautumistavat mitatuille sijainneille ovat yhtä todennäköisiä, lokaalin G^* -indeksin (yhtälö 2) odotusarvo on muuttujan keskiarvo (Getis & Ord 1992). Vastaavasti lokaalin c -indeksin (yhtälö 1) odotusarvona on muuttujan varianssi kerrottuna kahdella (Sokal ym. 1998a).

Puulajin osalta kuvasin kuusten ja koivujen keskinäistä sijoittumista ja autokorrelaatiota lokaalisti käyttämällä puiden lajille laskettuja paikallisia G^* -indeksejä. Paikallisia autokorrelaatioindeksejä ei varsinaisesti ole tarkoitettu luokkamuotoisille muuttujille (Boots 2003, Boots 2006). Tämä ei kuitenkaan ole ongelma, koska kaksiluokkaiselle muuttujalle indeksin arvot voidaan laskea kuten jatkuvallekin muuttujalle (esim. Geary 1954). Tässä laskin indeksit antamalla kuuselle arvon 1 ja koivulle arvon 0 ja jättämällä muut puulajit pois analyysistä. Tällöin G^* -indeksi antaa kuusen (ja samalla koivun) osuuden kuusista ja koivuista, kun otetaan puu ja siitä tutkitulla säteellä sijaitsevat puut.

Paikallisia autokorrelaatioindeksejä käytetään usein paikallistamaan tilastollisesti merkitseviä autokorrelaatioarekkeitä (Anselin 1995, Ord & Getis 1995). Kuitenkin tämän työn tarkoituksena on kuvata koko metsän vaihtelevuutta eikä keskittyä vain merkitsevästi autokorrelaatioihin kohtiin, tai siihen, milloin voidaan sanoa esiintyvän lokaalia autokorrelaatiota. Siksi jätin tilastollisen analyysin pois ja käytin paikallisia autokorrelaatioindeksejä eksploratiivisesti kuvaamaan lokaalia vaihtelua puiden muuttujien arvoissa ja autokorrelaatorakenteessa (Sokal ym. 1998b). Samantapaisia puiden ominaisuuksia paikallisesti yhteenvetäviä menetelmiä ovat mm. lähimmän naapurin indeksit (Pommerening 2002, Kint ym. 2003), kilpailuindeksit (Biging & Dobbartin 1992, Canham ym. 2006) ja spatiaaliset kriging-menetelmät (Oliver & Webster 1990, Cressie 1993, Biondi ym. 1994).

Käytännössä paikallisia autokorrelaatioindeksejä voi käyttää kuvaamaan muuttujan arvon vaihtelua koealalla helposti hahmotettavina paikallisina keskiarvoina (G^* -indeksi) tai muuttujan arvon paikallisen vaihtelevuuden kuvaajina (c-indeksi). Samalla voidaan vertailla eri alueiden vaikutusta puuston globaaliin rakenteeseen. Indeksien arvoja voidaan myös verrata odotusarvoonsa muistaen kuitenkin, että täysin satunnaisessakin tilanteessa indeksien arvoissa on vaihtelua (Getis & Ord 1992, Anselin 1995). Läpimitan c-indeksin odotusarvoa matalammat arvot kertovat alueen vaikuttavan keskimäärin positiivisesti globaaliin autokorrelaatioon. Vastaavasti odotusarvoa korkeammat arvot kertovat alueen vaikuttavan autokorrelaatioon negatiivisesti. Läpimitan matalat tai korkeat G^* -indeksin arvot kertovat läpimitan alueellisesta pienuudesta tai suuruudesta ja taipumuksesta positiiviseen autokorrelaatioon. Vastaavasti korkeat tai matalat puulajin G^* -indeksin arvot kertovat lokaalista taipumuksesta lajinsisäiseen ryhmittymiseen ja positiiviseen autokorrelaatioon.

Paikallisten autokorrelaatioindeksien arvot riippuvat siitä, miten puiden naapuripuut määritellään matriisilla w (Getis & Aldstadt 2004). Paikallisilla autokorrelaatioindekseillä voidaan arvioida lokaalin autokorrelaatorakenteen suhdetta globaaliin autokorrelaatorakenteeseen etäisyyskohtaisesti (Anselin 1995, Sokal ym. 1998b). Siksi valitsin indeksien laskemiseen käytettävät etäisyydet tarkasteltuani läpimitan variogrammia ja puulajin merkkisyhteysfunktioita. Molemmat osoittivat autokorrelaatiota selvimmin noin 5 metriin asti ja heikommin aina tutkittuun 50 metriin asti. Siksi laskin indeksit etäisyyksille 2,5 m ja 10 m selittämään voimakasta lyhyen matkan ja heikompa pidemmän matkan autokorrelaatiota. Lisäksi arvioin näiden etäisyyksien olevan puille ekologisesti mielenkiintoisia toisaalta puun välittömän lähiympäristön ja toisaalta vähän suuremman mutta yhä puulle merkityksellisen mittakaavan kannalta (vrt. esim. Doležal ym. 2006, Fraver ym. 2014). Jätin indeksien arvot laskematta puille, joilla ei ollut käytetyllä etäisyydellä naapuripuita.

Siinä, missä variogrammi ja merkkisyhteysfunktiot arvioivat autokorrelaatiota kapea

etäisyysikkuna kerrallaan (Kint ym. 2003), käyttämässäni muodossa lokaalit autokorrelaatioindeksit keskiarvottavat puiden ja niiden naapuripuiden ominaisuudet koko käynteiltä etäisyydeltä (Getis & Ord 1992, Anselin 1995). Valitsin nämä muodot, koska ne ovat helppoja tulkita ja kuvaavat selkeästi puuston yleistä lokaalia vaihtelua. Indeksit on mahdollista laskea myös kapealle etäisyysikkunalle, jolloin niillä voi tutkia tarkemmin juuri tietyllä etäisyydellä toisistaan sijaitsevia puita.

Piirsin autokorrelaatioindeksien arvot värittämällä puita vastaavat Voronoi-monikulmiot indeksin arvon mukaan. Näin pystyin esittämään indeksien arvot suurilla ja selkeillä mutta päällekkäin menemättömillä väripinnoilla. Lisäksi väritin Voronoi-monikulmiot puun läpimitan ja lajin mukaan täydentämään erikokoisten ja -lajisten puiden sijoittumisen kuvausta.

3.6 Puiden kasvutilan lokaali vaihtelu

Kuvasin puiden kasvutilan paikallista vaihtelua koealalla laskemalla ja piirtämällä paikalliset G^* -indeksit kasvutilalle. Arvioin tällä tavalla paikallista keskimääräistä kasvutilan määrää ja vaihtelua metsän tiheydessä. Toisaalta arvioin puiden koon ja lajin yhteyttä niiden kasvutilaan lokaalissa mittakaavassa vertailemalla puiden kasvutilan, läpimitan ja lajin paikallisia G^* -indeksejä keskenään. Laskin puiden kasvutilan G^* -indeksit etäisyydelle 10 metriä, joka on vertailukelpoinen laskemieni läpimitan- ja puulajin G^* -indeksien kanssa ja jonka arvioin puiden vuorovaikutusten ja metsän tiheyden kannalta merkitykselliseksi etäisyydeksi (vrt. esim. Doležal ym. 2006, Fraver ym. 2014).

3.7 Käytetyt ohjelmistot ja virrehavainnot

Tein analyysit käyttämällä R-ohjelmistoa (versio 3.4.3) ja sen spatstat-, spdep- ja lmfor-paketteja (versiot 1.54.0, 0.7.4 ja 1.2 vastaavasti). Voronoi-monikulmioita esittävät kartat piirsin ArcMapin versiolla 10.3.1. Aineistoon oli jäänyt joitakin selvästi vääriä, epävarmoja tai puuttuvia mittauksia. Jätin nämä mittaukset pois kyseisiä mittauksia koskevista

analyyseistä. Tämä voi vaikuttaa lievästi tuloksiin, mutta pois jätettyjä arvoja oli niin vähän, että niiden merkitys suuressa aineistossa on pieni.

4 Tulokset

4.1 Puuston yleisrakenne

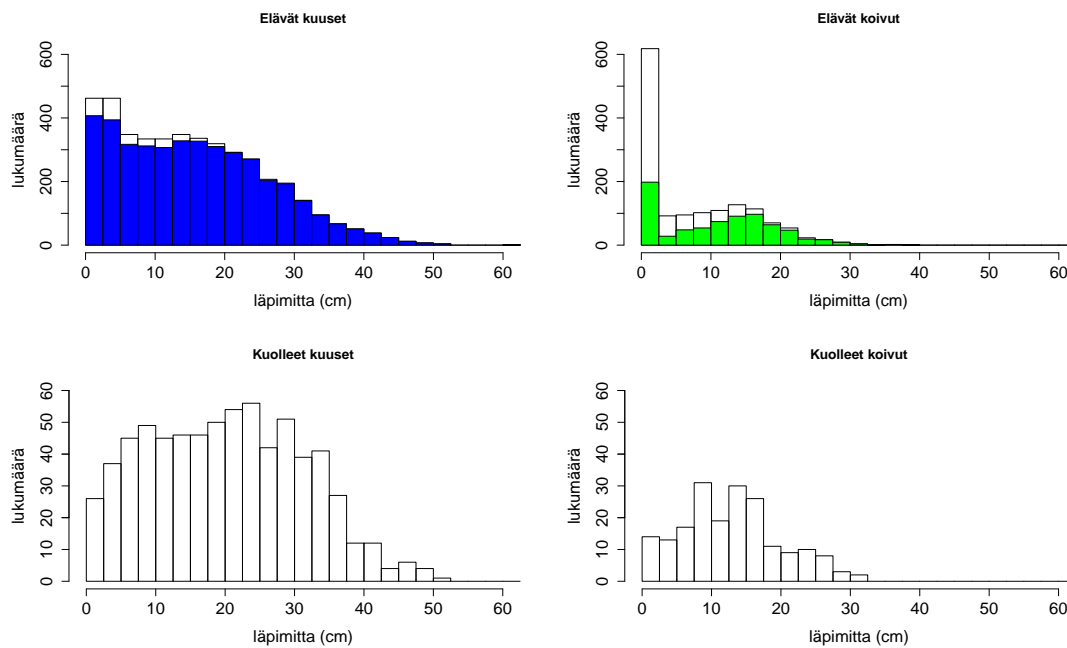
Koedalalla oli yhteensä 5766 puuta, joista 4884 oli eläviä ja 882 kuolleita. Sivurungot mukaan luettuna runkoja oli 6722, joista eläviä oli 5820 ja kuolleita 902 (taulukko 1). Ehdoton valtapuu oli kuusi, ja koivua oli myös runsaasti. Raitaa, mäntyä ja pihlajaa oli vähän (4, 12 ja 14 kpl vastaavasti), mutta niistäkin esiintyi sekä pieniä että täysikasvuisia yksilöitä, eläviä ja kuolleita. Elävän puun tilavuus oli 105,5 kuutiota ja kuolleen puun tilavuus 26,3 kuutiota hehtaarilla. Metsä oli harva: eläviä runkoja oli 661 hehtaarilla ja kuolleita 103 hehtaarilla. Pisin kuusi ylsi 26,2 metrin pituuteen ja paksuin 61 cm läpimittaan. Pisin koivu oli 19,1 m pitkä ja paksuin 38,6 cm paksu rinnankorkeudelta.

Elävien kuusten läpimittajakauma oli melko tasaisesti laskeva (kuva 2), vaikkakin läpimittaluokissa välillä 5,0–22,5 cm oli kaikissa melkein yhtä paljon puita. Läpimitaltaan alle 5 cm paksuja puita oli erityisen runsaasti. Kuolleiden kuusten kokojakauma oli hyvin samanlainen, mutta eläviin puihin verrattuna alle 5 cm kuolleita puita oli vähemmän ja 22,5–37,5 cm kuolleita puita enemmän.

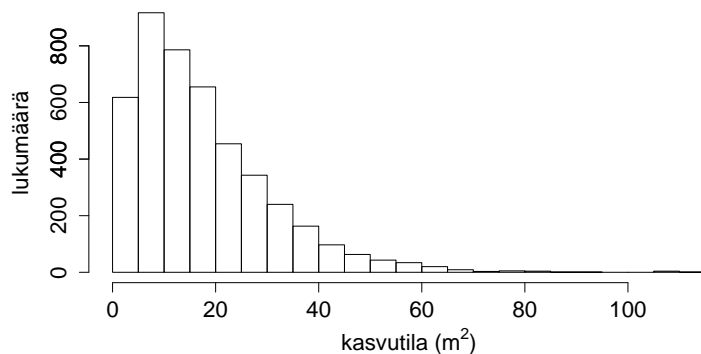
Elävien koivujen kokojakauma oli kaksihuippuinen. Aivan pieniä, läpimitaltaan alle 2,5 cm, puita oli kaikkein runsaimmin ja toinen läpimittahuippu oli 12,5–15,0 cm kohdalla. Varsinkin pienimmistä koivuista huomattava osa oli arvioitu kasvullisesti syntyneiksi. Myös koivuilla kuolleiden puiden kokojakauma muistutti elävien puiden jakautumaa, mutta pienimpiä läpimittaluokkia oli kuolleissa puissa hyvin vähän ja keskikokoisia 10–20 cm kuolleita puita hiukan enemmän.

Taulukko 1. Koealan puustotunnukset (sivurungot mukaan luettuna).

	Kuuset			Koivut			Kaikki		
	elävät	kuolleet	kaikki	elävät	kuolleet	kaikki	elävät	kuolleet	kaikki
lukumäärä	4358	696	5054	1438	195	1633	5820	902	6722
runkoja hehtaarilla	495	79	574	163	22	186	661	103	764
osuus lukumäärästä (%)	64,8	10,4	75,2	21,4	2,9	24,3	86,6	13,4	100,0
pohjapinta-ala (m ² /ha)	13,6	3,3	16,9	1,5	0,4	1,9	15,2	3,7	18,9
osuus pohjapinta-alasta (%)	71,9	17,5	89,4	8,1	2,0	10,1	80,4	19,6	100,0
tilavuus (m ³ /ha)	96,5	23,8	120,3	8,5	2,3	10,8	105,5	26,3	131,8
osuus tilavuudesta (%)	73,2	18,0	91,3	6,4	1,8	8,2	80,1	19,9	100,0
keskiläpimitta (cm)	15,4	20,3	16,1	7,7	13,1	8,3	13,5	18,6	14,2
suurin läpimitta (cm)	61,0	51,1	61,0	38,6	32,0	38,6	61,0	51,1	61,0
läpimitan variaatiokerroin	0,69	0,55	0,67	1,00	0,53	0,94	0,78	0,58	0,76
keskipituus (m)	9,9	3,3	8,9	7,2	1,4	6,1	9,4	2,9	8,4
suurin pituus (m)	26,2	22,0	26,2	19,1	16,2	19,1	26,2	22,0	26,2
pituuden variaatiokerroin	0,57	1,44	0,67	0,58	1,40	0,74	0,58	1,50	0,69



Kuva 2. Elävien ja kuolleiden kuusten ja koivujen läpimittajakaumat. Elävillä puilla kasvullisesti syntyneiksi arvioitujen runkojen osuus on merkitty valkoisella.



Kuva 3. Elävien puiden kasvutilojen jakauma. Kasvutilat on laskettu kunkin puun runkoa vastaavan Voronoi-monikulmion pinta-alana.

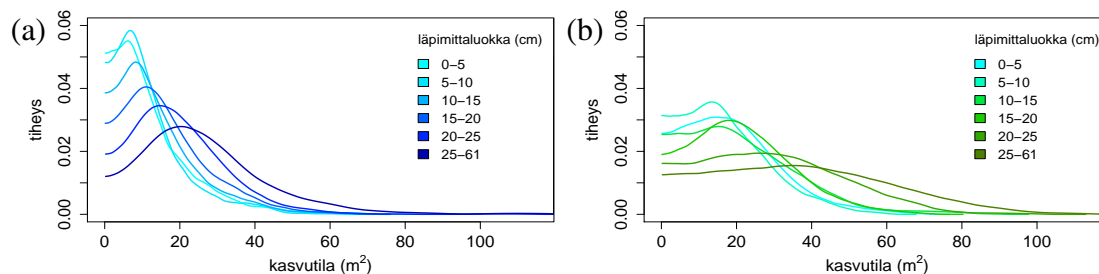
4.2 Puiden kasvutilan globaali vaihtelu

Puilla oli keskimäärin 17,5 neliometriä kasvutilaa (mediaani 14,3 m²). Kasvutilan määrä vaihteli voimakkaasti: välillä 0,18–111 m² (kuva 3, taulukko 2). Metsän yleisilme oli avoin, ja puiden kasvutilojen koon vaihtelun perusteella metsässä vaihtelivat tiheämmät ja avoimet, hyvinkin avoimet alueet. Puiden kasvutilojen jakauma oli oikealle vino, ja sen huippu oli välillä 5–10 neliometriä. Jos kasvutila olisi jakautunut tasan puiden välille, sitä olisi ollut 18,0 neliometriä kullekin. Jos kasvutilat ajattelee paikallisena tiheytenä (puu/kasvutila), vaihteluväli vastaa tiheyksiä 90–55 000 puuta/ha ja jakauman huippu on kohdassa 1 000–2 000 puuta/ha.

Kasvutilan määrä vaihteli selvästi puun läpimittaluokan ja puulajin mukaan (kuva 4). Keskimäärin puiden kasvutilat kasvoivat läpimittaluokan kasvaessa, noin kaksinkertaiseksi pienimmästä läpimittaluokasta suurimpaan (taulukko 2). Kuitenkin läpimittaluokan 0–5 cm puilla oli jossain määrin suurempia kasvutiloja kuin seuraavaksi suuremmalla läpimittaluokalla. Koivuilla oli läpimittaluokasta riippuen keskimäärin 5–10 neliometriä enemmän kasvutilaa kuin kuusilla.

Taulukko 2. Puiden kasvutilan kvantiilit ja aritmeettinen keskiarvo läpimittaluokittain kuusille ja koivuille. Puiden kasvutila on laskettu puuta vastaavan Voronoi-monikulmion pinta-alana.

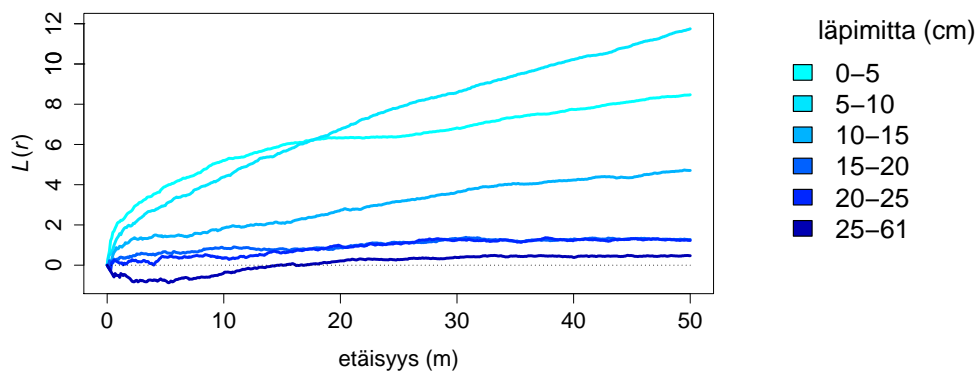
lpm (cm)	Kuuset						Koivut					
	kvantiili (%)						kvantiili (%)					
	0	25	50	75	100	keskiarvo	0	25	50	75	100	keskiarvo
0–5	0,2	5,0	9,4	16,5	66,7	12,3	0,7	10,5	17,0	25,4	58,9	18,6
5–10	0,3	5,1	9,1	15,2	91,2	11,6	2,2	8,0	15,2	22,5	49,4	16,6
10–15	0,8	6,2	11,0	18,7	61,0	13,8	1,5	9,8	17,9	28,3	75,7	21,0
15–20	0,4	8,0	13,7	21,0	63,3	16,1	2,8	12,8	19,5	27,7	58,6	21,5
20–25	1,2	10,7	17,5	25,6	105,5	19,6	2,4	17,0	28,0	39,5	78,9	29,1
25–61	0,4	15,2	23,5	33,4	110,9	26,2	8,9	20,4	36,5	47,3	81,8	36,6
kaikki	0,2	7,2	13,5	23,0	110,9	16,8	0,7	10,5	18,6	28,2	81,8	21,1



Kuva 4. Elävien puiden kasvutilojen jakaumat tiheyssovituksena läpimittaluokittain, (a) kuusille, (b) koivuille. Kasvutilat on laskettu kunkin puun runkoa vastaavan Voronoi-monikulmion pinta-alana. Tiheyssovitus kuvaa puiden kasvutilojen kokojen runsaussuhteita. Kunkin käyrän ja x-akselin väliin jäävän alueen pinta-ala on 1.

4.3 Erikokoisten puiden globaali ryhmittyneisyys

Pienet puut sijaitsivat selvästi suuria puita ryhmittyneemmin kaikilla tutkituilla etäisyyksillä (kuva 5). Taipumus ryhmittyneisyyteen väheni läpimittaluokan kasvaessa. Toiseksi pienin kokoluokka oli pienintä kokoluokkaa ryhmittyneempi noin 18 metrin jälkeen. Kokoluokkien 15–20 cm ja 20–25 cm puut olivat melkein yhtä ryhmittyneitä. Lähes kaikkien kokoluokkien puilla oli taipumusta ryhmittyneisyyteen, mutta suurimman kokoluokan puilla oli taipumusta tasaväliseen jakautumiseen puiden välisiin noin 15 m etäisyyksiin asti.



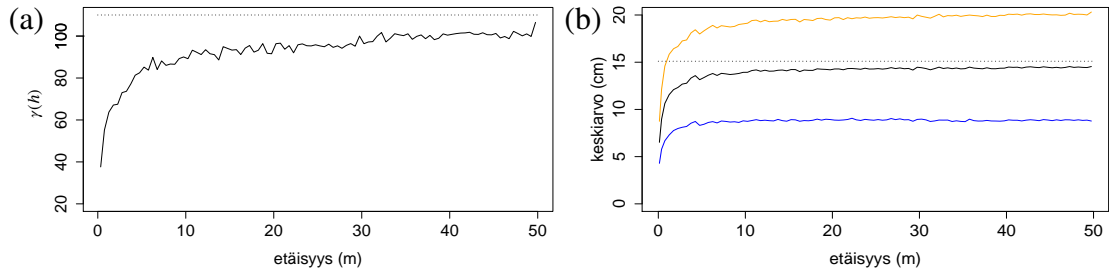
Kuva 5. Elävien puiden L-funktiot läpimittaluokittain. Nollaa suuremmat arvot kertovat kokoluokan puiden taipumuksesta ryhmittyneeseen sijoittumiseen, nollaa pienempää arvot kertovat taipumuksesta jakautua tilaan tasaisesti.

4.4 Puiden läpimitan ja lajin globaali spatiaalinen autokorrelaatio

Läpimitan variogrammi nousi voimakkaasti noin etäisyyksillä 0–5 m (kuva 6a). Tämän jälkeen variogrammi tasoittui tasaisen hitaasti koko tutkitun 50 m matkan, ja arvot päätyivät lopulta melko lähelle odotusarvoa. Puiden läpimitta oli siis spatiaalisesti autokorreloitunut. Autokorrelaatio oli voimakkainta lyhyillä etäisyyksillä ja heikkoa pitkillä etäisyyksillä.

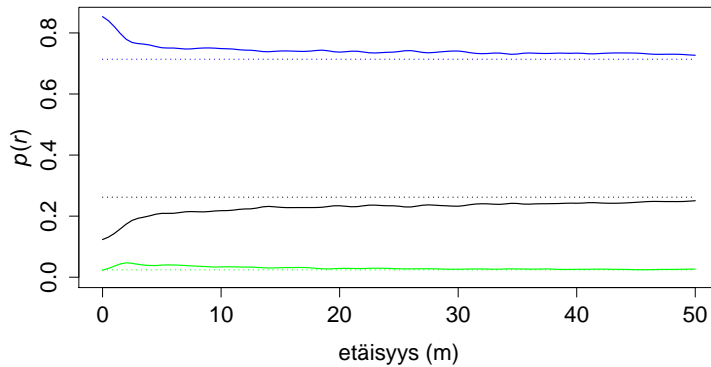
Lähekkäiset puut olivat läpimitaltaan keskimääräistä pienempiä (kuva 6b). Kun tarkasteltiin puupareja, joissa rungot kasvoivat alle 25 cm päässä toisistaan (85 kpl), puuparien keskiläpimitan keskiarvo oli 6,5 cm. Kaikkien elävien puiden keskiläpimitta oli 15,1 cm (sivurungot poislueutuna). Keskiläpimittakuvaaja nousi variogrammin tapaan jyrkästi noin ensimmäisen 5 metrin matkalla tasoittuen sen jälkeen melko lähelle odotusarvoaan noin 10 metrin jälkeen.

Lähekkäiset puut olivat todennäköisemmin samaa lajia kuin kaukana toisistaan kasvavat puut (kuva 7). Ilmiö oli voimakkaimmillaan noin 5 m etäisyydelle asti, mutta jatkui heikentyen 50 m etäisyyksiin asti. Kaikkein lyhimmillä etäisyyksillä saman lajin pareja oli eniten kuusissa siinä missä koivujen osuus kasvoi ensimmäisen kahden metrin mat-

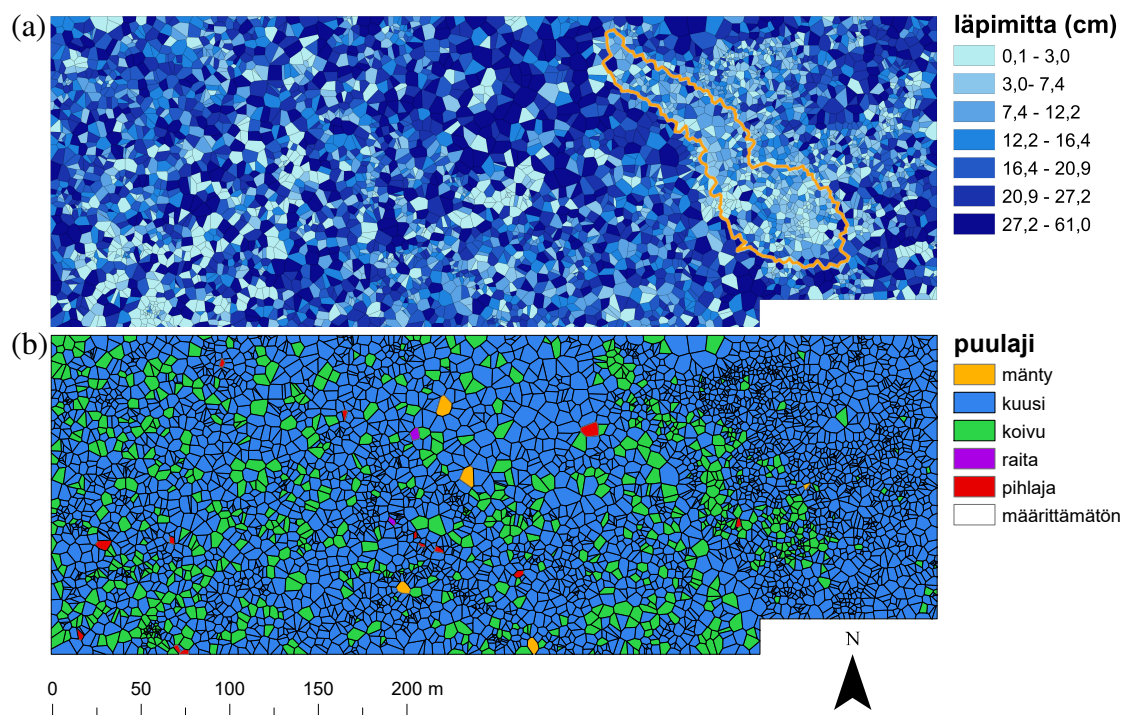


Kuva 6. (a) Puiden läpimitan (cm) variogrammi (yhtenäinen viiva) ja varianssi (pisteviiva), (b) keskimääräinen puuparien keskiläpimitta, kun metsän puut lajitellaan puupareihin niiden välisen etäisyyden mukaan (musta yhtenäinen viiva). Lisäksi puiden läpimitan keskiarvo (musta pisteviiva), sekä puuparien keskimääräinen pienemmän ja suuremman puun läpimitta (sininen ja oranssi viiva).

kalla. Tosin aineiston keruussa lähekkäiset koivunrungot tulkittiin useammin vesasyn-
tyisiksi, jolloin lähekkäisiä koivunrunkopareja oli todellisuudessa enemmän kuin, mil-
tä merkkisyhteysfunktioiden perusteella vaikuttaa. Kahden alle 25 cm päässä toisistaan
kasvavan puun todennäköisyys olla eri lajia oli 12 %. Pidemmällä, 20–50 metrin etäi-
syyksillä vastaava todennäköisyys oli 23–25 % ja satunnaisesti valituilla puilla 26 %.



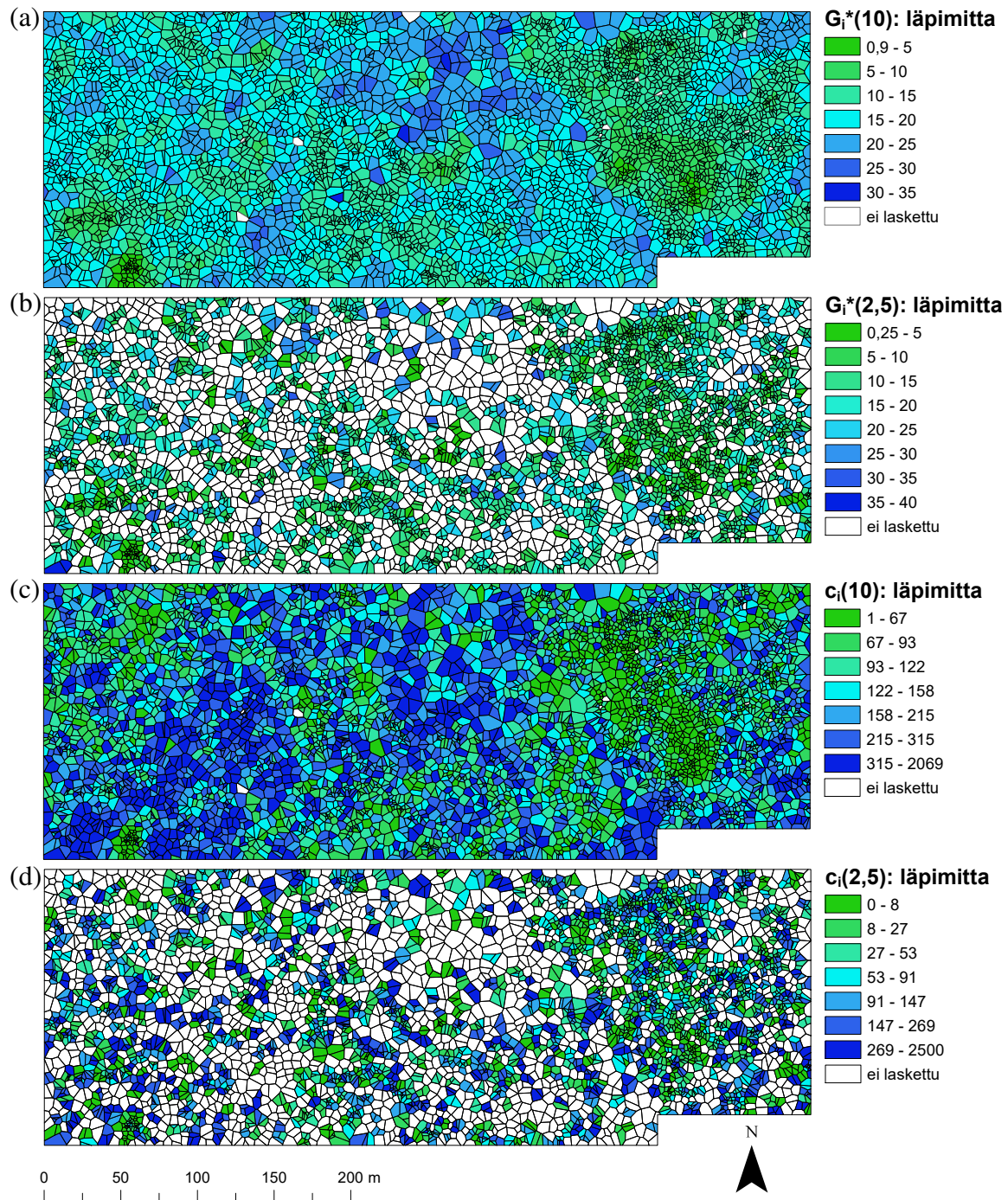
Kuva 7. Puulajien merkkisyhteysfunktio p (yhtenäiset viivat) ja niiden odotusarvot (pisteviivat). Sinisellä $p_{\text{kuusi}, \text{kuusi}}$, vihreällä $p_{\text{koivu}, \text{koivu}}$ ja mustalla $p_{\text{kuusi}, \text{koivu}}$. Merkkisyhteysfunktio voidaan tulkita kunkin lajiparin todennäköisyytenä kahden puun välisen etäisyyden funktiona.



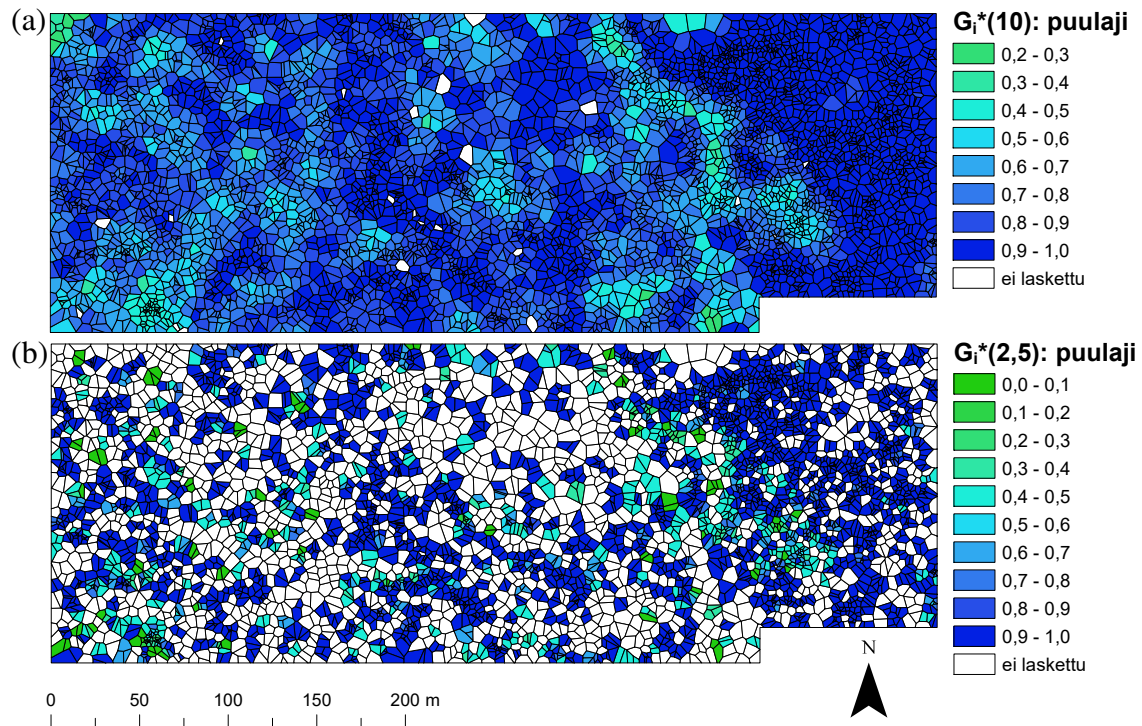
Kuva 8. (a) Läpimittaluokittain ja (b) puulajeittain väritetyt Voronoi-monikulmiot, sekä koealan suon suurpiirteinen sijainti (oranssilla).

4.5 Puiden koon ja lajin lokaali vaihtelu ja autokorrelaatio

Lokaalisti erikokoisten puiden sijoittuminen oli vaihtelevaa sekä suuressa että pienessä mittakaavassa (kuvat 8a ja 9). Koealan suoalue ja sen lähiympäristö itään–koilliseen päin erottui laajana keskimääräistä pienempien puiden keskittymänä, joka variogrammissa näkyi läpimitan pitkän välimatkan autokorrelaationa. Koealan lounaisosassa oli pienialainen, mutta erityisen selkeä pienten puiden keskittymä. Näiden alueiden ulkopuolella puiden läpimitat olivat vaihtelevampia. Vaihtelevankokoisia ja epäselvästi rajautuvia alueita, joilla puut olivat suhteellisen samankokoisia, oli esimerkiksi koealan luoteis- ja etelä-keskiosissa. Läpimitaltaan voimakkaammin vaihtelevia alueita oli esimerkiksi koealan lounaisosassa. Lähekkäisistä, alle 2,5 metrin sisällä toisistaan kasvavista puista, läpimitan lyhyen matkan autokorrelaatiota selittäviä suhteellisen samankokoisia puita sijaitsi runsaasti koko koealalla, erityisen tiheästi suolla ja sen ympäristössä.



Kuva 9. Läpimitan (cm) paikalliset Gearyn c-indeksit (yhtälö 1) ja paikalliset Getisin ja Ordin G^* -indeksit (yhtälö 2) etäisyyksille 2,5 m ja 10 m laskettuna. Paikallisen c-indeksin arvo kertoo, kuinka paljon puun läpimitta poikkeaa ympäröivien puiden läpimitasta käytetyllä säteellä. Paikallisen G^* -indeksin arvo on puiden läpimitan keskiarvo käytetyllä säteellä. Luokkaan ”ei laskettu” kuuluvat puut, joilla ei ole naapuripuita käytetyllä säteellä, sekä läpimitaltaan epävarmat puut.



Kuva 10. Puulajin paikalliset Getisin ja Ordin G^* -indeksit (yhtälö 2) laskettuna etäisyyksille 2,5 m ja 10 m. Indeksien arvo kertoo kuusen osuuden puusta käytetyllä etäisyydellä sijaitsevista kuusista ja koivuista. Luokkaan "ei laskettu" kuuluvat puut, joilla ei ole käytetyllä etäisyydellä naapuripuita, muunlaisiset puut kuin kuuset ja koivut sekä yksi lajiltaan epävarma puu.

Myös kuusten ja koivujen keskinäisessä sijoittumisessa oli sekä suuren että pienen mittakaavan vaihtelua (kuvat 8b ja 10). Suoalue erottui laajana runsaskoivuisena alueena, ja koealan itäosa suosta itään oli melkein puhdasta kuusikkoa. Nämä alueet näkyivät puulajin pitkän matkan autokorrelaationa merkkiihteyksifunktioissa. Muualla koealalla kuuset ja koivut kasvoivat sekoittuneemmin. Lähekkäisiä 2,5 metrin sisällä toisistaan kasvavia koivuja oli siellä täällä koealalla pareittain tai pieninä ryhminä. Lähinnä koealan lounaisosan taimikossa ja suolla lähekkäisiä koivunrunkoja oli enemmän ja suurempina ryhminä. Nämä koivunrunkoparit näkyivät merkkiihteyksifunktioissa lyhyen matkan autokorrelaationa. Tässä selvästi samaan yksilöön kuuluvat koivunrungot analysoitiin yhtenä yksilönä, jolloin todellisuudessa lähekkäisiä koivunrunkoja oli vielä enemmän. Toisaalta osa erillisinäkin mitatuista rungoista saattoi kuulua samaan yksilöön. Lähekk-

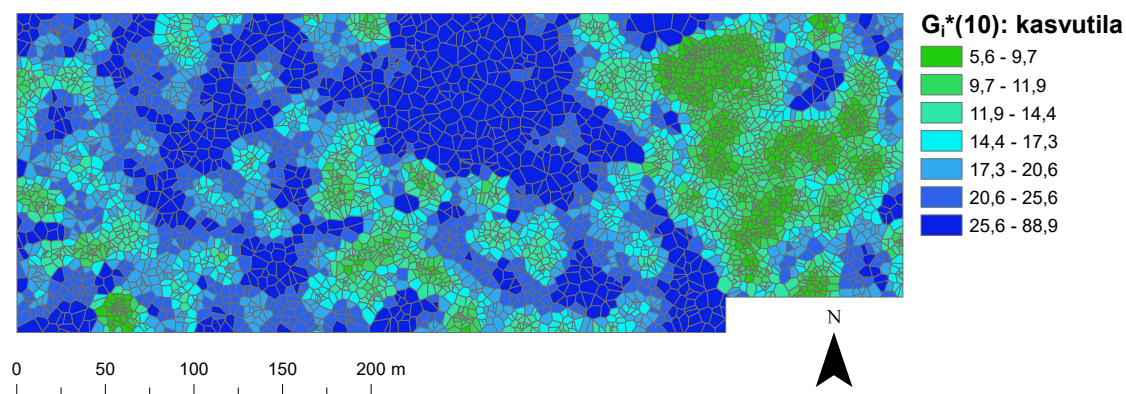
käisiä kuusipareja oli runsaasti koko koealalla, vaikka niiden määrä vaihteli alueittain. Erityisesti niitä oli heti suon itä-koillispuolella.

Lokaalien autokorrelaatioindeksien keskiarvot osuivat huomattavan lähelle indeksien odotusarvoja. Läpimitan $G^*(2,5)$ - ja $G^*(10)$ -indeksien keskiarvot (15,1 ja 15,0 vastaavasti) eivät poikenneet indeksin odotusarvosta (15,1), vaikka globaalien analyysien perusteella lähekkäiset puut olivat keskimääräistä pienempiä. Tämä on yhteydessä erikokoisten puiden havaittuihin keskimääräisiin kasvutiloihin: tiheillä alueilla puut olivat keskimäärin pienempiä kuin avoimilla. Kun tiheillä kohdilla samaan indeksin arvoon keskiarvotetaan useampi puupari kuin avoimilla kohdilla, pienten puiden parit saavat vähemmän painoarvoa kuin suurten puiden parit. Samoin läpimitan c-indeksit saivat usein matalimmat arvonsa tiheillä kohdilla, kuten suolla ja koealan lounaisosan taimikossa. Kuitenkin $c(2,5)$ - ja $c(10)$ -indeksien keskiarvot (137 ja 190 vastaavasti) olivat odotusarvoa (220) matalammat, mikä sopii variogrammin ilmaisemaan etäisyyden myötä heikenevään läpimitan autokorrelaatioon. Vaikka puulajin G^* -indeksit saivat melko paljon matalia ja korkeita arvoja samanlajisten puiden ryhmittymisestä johtuen, myöskään puulajin $G^*(2,5)$ - ja $G^*(10)$ -indeksien keskiarvot (0,85 ja 0,85) eivät poikenneet indeksien odotusarvosta (0,85).

4.6 Puiden kasvutilan lokaali vaihtelu

Puiden kasvutilassa oli suuren ja pienen mittakaavan vaihtelua (kuva 11). Suoalue ympäristöineen oli puustoltaan huomattavan tiheä, ja koealan pohjois-keskiosassa oli erityisen laaja melko avoin alue. Muualla koealalla tiheämmät ja avoimemmat kohdat vaihtelivat pienimuotoisemmin. Kasvutilan yhteys puiden läpimittaan oli huomattavan selkeä. Verrattaessa kasvutilan ja läpimitan $G^*(10)$ -indeksikuvaajia nähdään, että lähes koko koealalla avoimilla alueilla puut olivat keskimääräistä suurempia ja tiheillä pienempiä.

Puiden kasvutilan ja lajin yhteys oli myös selkeä, kuten käy ilmi vertailtaessa kasvutilan ja puulajin $G^*(10)$ -indeksikuvaajia, joskin vähemmän selkeä kuin kasvutilan ja



Kuva 11. Kasvutilan paikalliset $G^*(10)$ -indeksit (yhtälö 2). Indeksit ilmaisevat puiden kasvutilan paikallisen keskiarvon, kun mukaan otetaan puu ja sen naapuripuut 10 metrin säteellä.

läpimitan yhteys. Avoimilla alueilla oli monesti runsaammin koivua, esimerkiksi suon lounaispuolella. Toisaalta avoimillakaan alueilla koivu ei aina ollut erityisen runsas, kuten koealan keski-pohjoisosan laajalla avoalueella. Poikkeuksena koivujen suuriin kasvutiloihin esiintyi suoalue ja koealan lounaisosan taimikko, joissa tiheys oli suuri mutta koivua oli runsaasti. Kuitenkin nämä olivat samalla erityisen pienten puiden alueita, jolloin puilla oli käytettävissään enemmän tilaa kuin pelkkä tiheys antaisi odottaa.

5 Tulosten tarkastelu

5.1 Puuston yleisrakenne

Koealan puusto oli harvaa, aukkoista ja tiheydeltään vaihtelevaa, mikä on tyypillistä vanhoille pohjoisborealisille kuusimetsille (McCarthy 2001, Caron ym. 2009). Puilla oli keskimäärin 17,5 neliometriä kasvutilaa, ja kasvutilan määrä vaihteli välillä 0,18–111 m². Elävän ja kuolleen puuston tiheys, tilavuus ja pohjapinta-ala (taulukko 1) osuivat aiempien Fennoskandian vanhoista pohjoisborealisista kuusikoista saatujen tutkimustulosten vaihteluvälille (esim. Norokorpi 1979: taulukko 3, Linder ym. 1997, Doležal ym.

2006, Aakala ym. 2009, Ylläsjärvi & Kuuluvainen 2009). Puusto koostui erikokoisista puista ja lahoa puuta oli suhteellisen runsaasti suhteessa puuston kokonaismäärään, mikä on vanhoille metsille tyypillistä (Lakari 1920, Siitonen 2001, Shorohova ym. 2011). Valtapuuna oli kuusi, sekapuuna oli melko runsaasti koivua ja pienessä määrin esiintyi mäntyä, pihlajaa ja raitaa. Puulajikoostumus oli siis näille metsille tyypillinen (Kubin 1981, Fraver ym. 2008, Ylläsjärvi & Kuuluvainen 2009). Haapaa voi myös esiintyä vastaavissa metsissä, mutta vähän (Kubin 1981, Doležal ym. 2006).

Elävien kuusten läpimittajakauma (kuva 2) muistutti ns. käänteistä sigmoidia (Goff & West 1975, Lorimer & Frelich 1984, Fraver ym. 2008), eli jakauma laski pienistä puista suuriin puihin melko tasaisesti lukuunottamatta hitaampaa laskua keskikokoisten puiden kohdalla. Tällainen jakauma voi syntyä, kun keskikokoisten puiden kuolleisuus on pienempää kuin pienillä ja suurilla puilla johtuen esimerkiksi pienempien puiden heikommasta kilpailuasemasta ja suurten puiden ikääntymisestä. Esimerkiksi Fraver ym. (2008) ja tämän työn kanssa samalla alueella Kreutz ym. (2015) havaitsivat käänteisen sigmoidin muotoisia kokojakaumia vanhoissa pohjoisboreaalisisissa kuusikoissa. Lisäksi Fraver ym. (2008) havaitsivat kuolleisuuden olevan pienempää keskikokoisilla kuusilla kuin pienillä tai suurilla kuusilla. Toisaalta myös tasaisemmin laskevia kuusen kokojakaumia on havaittu, ja metsän luontainen dynamiikan vaihtelu luo vaihtelua koealojen puuston kokojakaumiin (Linder ym. 1997, Lilja ym. 2006, Aakala ym. 2009).

Elävillä koivuilla huomattava osa varsinkin pienimmistä rungoista oli arvioitu kasvullisesti syntyneeksi. Tämä sopii käsitykseen, että koivulla kasvullisen lisääntymisen merkitys on suuri näissä metsissä (Heikinheimo 1922:40, Mikola 1942). Kasvullisesti syntyneiksi arvioitiin vain selvimmin toisen rungon kanssa samaan yksilöön kuuluvat puut. Siksi todellinen kasvullisesti syntyneiden runkojen määrä on todennäköisesti vielä suurempi.

Elävien koivujen kokojakauma oli kaksihuippuinen: eniten oli aivan pienimpiä ja toisaalta keskikokoisia koivuja. Jos pienempiä puita on aiemminkin ollut runsaasti, ne eivät

pääosin vaikuta saavuttaneen suurempia läpimittaluokkia. Myös Kreutz ym. (2015) havaitsivat samalla alueella pienten koivujen vähäisyyttä. He selittivät tilannetta toisaalta koivun luontaisella vähenemisellä sukcession edetessä ja toisaalta alueen porolaidunnuksella. Jos porot estävät puiden uudistumista, vanhat puut voivat todennäköisesti tuottaa lisää vesoja niin kauan kuin ovat hengissä. Porolaidunnus todennäköisesti kohdistuu koivujen lisäksi muihinkin puulajeihin vaikuttaen niiden määrään metsässä. Lisäksi tasaisemminkin laskevia koivun kokojakaumia on havaittu vastaavissa metsissä (Hofgaard 1993a, Linder ym. 1997, Lilja ym. 2006, Aakala ym. 2009). Myös tunturimittarien (*Epirrita autumnata*) runsas esiintyminen alueella vuosina 1965–1966 vahingoitti koivuja (Pulliainen 1976).

Sekä kuusilla että koivuilla lahojen puiden jakauma muistutti elävien puiden jakaumaa (kuva 2), mutta pienimpiä lahopuita oli vähemmän. Tätä voi selittää pienimmän lahopuun nopeampi maatuminen (Mäkinen ym. 2006, Vávřová ym. 2009) ja näkyvistä katoaminen sammalikon alle. Eläviin puihin suhteutettuna keskikokoisia kuolleita kuusia oli hiukan vähemmän ja suuria kuolleita kuusia hiukan enemmän. Tämä voi kertoa keskikokoisten puiden pienemmästä kuolleisuudesta ja selittää siten käänteisen sigmoidin muotoista läpimittajakaumaa (Fraver ym. 2008). Erot elävien ja kuolleiden puiden jakaumissa olivat kuitenkin pieniä.

5.2 Puuston globaali läpimittaluokittainen rakenne

Erikokoisten puiden kasvutilassa ja keskinäisessä sijoittumisessa erottui kolme globaalia trendiä: 1) puiden keskimääräinen kasvutila kasvoi puiden läpimittaluokan kasvaessa, 2) pienemmät puut olivat jakautuneet koealalle suuria puita epätasaisemmin ja ryhmittyneemmin, 3) puiden läpimitta oli positiivisesti spatiaalisesti autokorreloitunut, ja lähekkäiset puut olivat keskimääräistä pienempiä. Nämä trendit ovat yhteydessä toisiinsa. Puiden kasvutilojen kasvaminen puiden läpimitan kasvaessa näkyi siinä, että tiheillä alueilla puut olivat keskimäärin pieniä ja avoimilla alueilla keskimäärin suuria. Pienten

puiden tihentymät näkyivät pienten puiden ryhmittyneisyytenä, ja suurten puiden kasvaminen kaukana muista puista näkyi niiden tasaisena sijoittumisena. Toisaalta lähekkäisten puiden pienuus näkyi puiden läpimitan positiivisena autokorrelaationa.

Koealan pienet puut sijaitsivat ryhmittyneesti (kuva 5), ja vastaavaa ryhmittyneisyyttä on havaittu aiemmissakin tutkimuksissa (Doležal ym. 2006, Grenfell ym. 2011, Kreutz ym. 2015). Ryhmittyneisyyttä voi selittää esimerkiksi sopivien uudistumisalustojen paikallisuus, kasvullinen lisääntyminen ja tässä työssä myös koealalla sijainnut suo. Fennoskandian vanhoissa pohjoisboreaalisisä kuusimetsissä taimettumisen tiedetään painottuvan tietyille suotuisille kasvualustoille, kuten lahoppuulle, tuulenkaatojen juuripaikoille ja niiden alta paljastuneelle mineraalimaalle (Heikinheimo 1922: 42, Hofgaard 1993a, Grenfell ym. 2011). Pienten puiden ryhmittyneisyyttä onkin selitetty puiden tiheällä uudistumisella näillä pienialaisilla taimettumisalustoilla (Kreutz ym. 2015). Yleisestikin eri metsänkohtien suotuisuus uudistumisen kannalta todennäköisesti vaihtelee, mikä tekee uudistumisesta epätasaisempaa. Tähän voisi vaikuttaa esimerkiksi vaihtelu toisten puiden ja metsänpohjan kasvillisuuden aiheuttamassa kilpailupaineessa (Hofgaard 1993a, Doležal ym. 2006, Fraver ym. 2014). Toisaalta siemensadekin on todennäköisesti epätasaista (Houle 1992), ja kasvullisesti syntyneet rungot sijaitsevat lähtökohdaisesti toisten puiden lähellä, mikä edelleen tekee uudistumisesta epätasaisempaa.

Tässä työssä selvimmin samaan yksilöön kuuluvat rungot mitattiin yhtenä puuna. Siksi varsinkin pienten koivujen osalta rungot sijaitsivat todellisuudessa vielä ryhmittyneemmin kuin, miltä L-funktioiden perusteella näyttää. Osa erillisinäkin mitatuista lähekkäisistä rungoista oli todennäköisesti kasvullisesti syntyneitä. Tällaisten runkojen osalta kasvullinen lisääntyminen selittäisi havaittua puuston ryhmittyneisyyttä. Esimerkiksi koealan lounaisosassa sijainnut pienten koivujen tihentymä oli todennäköisesti kasvullisesti syntynyt (kuvat 9, 10 ja 11). Osaa pienten puiden ryhmittyneisyydestä selitti koealan suoalue ja sen ympäristö, missä kasvoi tiheästi keskimääräistä pienempiä puita. Tällä alueella kasvoi erityisen paljon 5–10 cm paksuja puita, mikä näkyi vastaavan

L-funktion nousuna koko tutkitulla etäisyydellä (kuva 5).

Puiden läpimittaluokan kasvaessa puiden kasvutilan määrä keskimäärin kasvoi ja puiden ryhmittyneisyys väheni (kuvat 4 ja 5). Myös Doležal ym. (2006) ja Kreutz ym. (2015) havaitsivat suurten puiden sijoittumisen olevan pienten puiden sijoittumista tasaisempaa eri-ikäisissä vanhoissa pohjoisboreaalisisä kuusimetsissä. Ilmiötä voi selittää puiden välisen kilpailun vaikutus puiden kuolleisuuteen ja kasvunopeuteen. Tiheiden tasaikäisten metsien kasvaessa tapahtuu tiheysperäistä kuolleisuutta, jolloin puiden runkojen ympärille vapautuu tilaa ja puiden sijoittuminen muuttuu säännöllisemmäksi (Kenkel ym. 1997, Uria-Diez & Pommerening 2017). Sen sijaan Fennoskandian vanhoissa pohjoisboreaalisisä kuusikoissa tiheysperäisen kuolleisuuden merkitys on todennäköisesti metsän avoimuuden vuoksi pienempi. Esimerkiksi Lännpään ym. (2015) tutkimuksessa selvästi kilpailussa kuolleita puita oli hyvin vähän suhteessa muilla tavoin kuolleisiin puihin. Kuitenkin tiheimmillä kohdilla ja suurten puiden lähellä kilpailusta johtuvaa kuolleisuutta voisi tapahtua (Doležal ym. 2006, Fraver ym. 2014, Kreutz ym. 2015, Lännpää ym. 2015). Tällöin se selittäisi puiden kasvutilojen kasvamista ja puiden ryhmittyneisyyden vähenemistä läpimittaluokan kasvaessa samaan tapaan kuin tiheämmissäkin metsissä.

Vaikka avoimessa metsässä puiden välinen kilpailu johtaisi suhteellisen harvoin puiden kuolemaan, sen on havaittu vaikuttavan puiden kasvunopeuteen (Fraver ym. 2014). Wyszomirski & Weiner (2009) esittivät mallin, jossa tiheillä alueilla puut kasvavat hitaammin ja jäävät siten pienemmiksi kuin avoimilla alueilla. Tämä näkyisi keskimäärin pienten puiden pieninä kasvutiloina ja ryhmittyneisyytenä ja suurten puiden suurina kasvutiloina ja tasaisena jakautumisena.

Tässä työssä puiden läpimitta oli positiivisesti autokorreloitunut ja lähekkäiset puut olivat keskimääräistä pienempiä (kuva 6). Jos puiden välinen kilpailu saa aikaan rakenteen, jossa pienet puut kasvavat keskimäärin suurina puita tiheämmin ja ryhmittyneemmin (Wyszomirski & Weiner 2009, Uria-Diez & Pommerening 2017), tilanne näkyy samalla

lähekkäisten puiden pienuutena ja läpimitan autokorrelaationa. Myös puiden ryhmittäisen uudistuminen esimerkiksi sopivien uudistumisalustojen paikallisuuden tai kasvullisen lisääntymisen seurauksena voi osaltaan selittää läpimitan autokorrelaatiota. Lisäksi tässä koealan suoalueen ja sen ympäristön keskimääräistä pienempien puiden tihentymä näkyi osaltaan puiden läpimitan autokorrelaationa ja lähekkäisten puiden pienuutena sekä lyhyillä että pitkillä etäisyyksillä.

Tässä havaitusta läpimitan positiivisesta autokorrelaatiosta poiketen Doležal ym. (2006) havaitsivat puiden läpimitassa negatiivista autokorrelaatiota usealla vanhan pohjoisboreaalisen kuusimetsän koeruudulla. Koeruuduilla metsän ikä vaihteli noin välillä 130–230 vuotta. He selittivät tilannetta suurten puiden lähellä kilpailussa pienemmäksi jäävillä puilla. Myös pienten puiden uudistuminen suurten puiden lähellä (Heikinheimo 1922: 43–44, Kreutz ym. 2015) voisi osaltaan selittää negatiivista autokorrelaatiota. Sen sijaan tässä työssä havaitsemani läpimitan positiivinen autokorrelaatio tarkoittaa, että puut sijaitsivat keskimäärin suhteellisen samankokoisten puiden lähellä. Tälläkin koealalla esiintyi alueita, joilla puiden läpimitta oli vaihteleva. Samoin esiintyi suuria puita, joiden juurella kasvoi useitakin pieniä puita. Kuitenkin tällaisia alueita ja puita oli liian vähän aiheuttamaan globaalia negatiivista autokorrelaatiota.

5.3 Kuusten ja koivujen kasvutila ja spatiaalisuus globaalissa mittakaavassa

Kuusten ja koivujen kasvutiloissa ja keskinäisessä sijoittumisessa oli havaittavissa kaksi globaalia trendiä: 1) koivuilla oli keskimäärin kuusia enemmän kasvutilaa kaikissa läpimittaluokissa ja 2) puulaji oli positiivisesti spatiaalisesti autokorreloitunut, eli lähekkäiset puut olivat odotettua todennäköisemmin samaa lajia. Nämä trendit voivat johtua esimerkiksi puulajien erilaisesta tilantarpeesta ja kilpailukyvystä, puiden kasvullisesta lisääntymisestä ja koealalla sijainneen suon aiheuttamasta ympäristöolojen vaihtelevuudesta (Pielou 1961, Niinemets & Valladares 2006).

Koivuilla oli keskimäärin enemmän kasvutilaa kuin kuusilla (kuva 4 ja taulukko 2).

Tulos on yhteneväinen näiden lajien ekologisen luonteen kanssa: koivut ovat nopeasti vapautuvaa tilaa hyödyntäviä valoa vaativia lajeja siinä, missä kuusi on varjoa ja kilpailua sietävä metsän myöhempien kehitysvaiheiden laji (Niinemets & Valladares 2006). Tulos tukee myös käsitystä, että metsän avoimuus edistää koivujen säilymistä vanhassakin metsässä (Kuuluvainen 1994, Lilja ym. 2006). Koivujen suurempia kasvutiloja voi selittää esimerkiksi koivujen uudistumisen rajoittuminen kuusta avoimemmille alueille tai koivujen suurempi kuolleisuus tiheillä alueilla. Näistä uudistumisen merkitystä tukee se, että jo pienimmissä läpimittaluokissa koivuilla oli kuusia enemmän kasvutilaa. Lisäselityksenä koivujen suuremmille kasvutiloille on se, että koivut muodostivat usein suuria monirunkoisia yksilöitä, jotka tässä mitattiin yhtenä yksilönä. Suuret monirunkoiset koivut vievät runsaasti tilaa, ja todennäköisesti niiden kilpailukykykin on yksirunkoisia puita suurempi.

Lähekkäiset puut olivat odotettua todennäköisemmin samaa lajia, molemmat joko kuusia tai koivuja (kuva 7). Tällainen puulajin spatiaalinen autokorrelaatio oli voimakasta alle 5 metrin etäisyyksillä, mutta erottui heikkona koko tutkittuun 50 metriin asti. Tulosta vastaavasti Doležal ym. (2006) ja Kreutz ym. (2015) havaitsivat kuusilla ja koivuilla taipumusta lajien väliseen spatiaaliseen eriytymiseen eri ikävaiheita edustavilla vanhan pohjoisboreaalisen kuusimetsän koealoilla. Kuitenkin heidän tuloksensa vaihtelivat vertailtavien puiden koosta ja metsän iästä riippuen merkittävästä lajien eriytmisestä satunnaisenkaltaiseen sijoittumiseen ja merkittävään lajienväliseen ryhmittymiseen. Selkeää kokonaiskuvaa erikokoisten kuusten ja koivujen keskinäisestä sijoittumisesta Fennoskandian vanhoissa pohjoisboreaalisisissa kuusikoissa ei edelleenkään voida muodostaa.

Puulajin autokorrelaatiota voi selittää esimerkiksi puiden kasvullinen lisääntyminen, puulajien erilaiset kasvutilavaatimukset ja toisaalta koealan suoalueen aiheuttama lokaa- li ympäristöolojen vaihtelu (Heikinheimo 1922, Pielou 1961). Koska vain selvästi samaan yksilöön kuuluvat rungot mitattiin yhtenä puuna, osa erillisinäkin mitatuista puista

oli todennäköisesti kasvullisesti syntyneitä. Kasvullinen lisääntyminen selitti todennäköisesti esimerkiksi koealan lounaisosan tiheää pienten koivujen keskittymää. Toisaalta kuusellakin osa lähekkäisistä rungoista saattoi olla syntynyt kasvullisesti sammalen peittämistä maahan taipuneista oksista juurtumalla (Heikinheimo 1920, 1922). Lisäksi selvästi samaksi yksilöksi arvioidut rungot arvioitiin yhtenä yksilönä, jolloin erityisesti lähekkäisiä koivunrunkoja oli vielä enemmän kuin, miltä merkkisyhteysfunktioiden perusteella vaikuttaa.

Kasvullisen lisääntymisen lisäksi puulajin autokorrelaatiota saattoivat selittää kuusten ja koivujen erikokoiset kasvutilat. Kuusten kasvaminen koivuja tiheämmin lisäsi lähekkäisten puiden todennäköisyyttä olla kuusia, mikä saattoi vaikuttaa kuusiparien suureen osuuteen lähekkäisistä rungoista. Yleisestikin lajien erilaiset ympäristövaatimukset saattavat selittää autokorrelaatiota (Pielou 1961). Esimerkiksi Grenfellin ym. 2011 tutkimuksessa kuusentaimia kasvoi suhteellisesti enemmän lahoppuulla ja koivuntaimia tuulenkaatojen juuripaakkujen yhteydessä. Tällöin näille alustoille syntyvät puuryhmät voisivat olla verrattain kuusi- tai koivuvaltaisia. Lisäksi koealan koivuvaltainen suoalue ja hyvin kuusivaltainen itäosa näkyivät voimistuneena lyhyen ja pitkän matkan autokorrelaationa puulajissa.

5.4 Puuston lokaali rakenne

Tässä työssä havainnollistin puiden kasvutilan, läpimitan ja kuusi-koivu-suhteen lokaalia vaihtelevuutta helposti hahmotettavilla kartoilla (kuvat 9, 10 ja 11). Kartat auttoivat myös ymmärtämään globaalien analyysien tuloksia. Erityisesti suoalueen ja sen ympäristön tuoma laajan mittakaavan poikkeama puuston rakenteessa rikkoi L-funktioiden, variogrammin ja merkkisyhteysfunktioiden oletusta koealan tasalaatuisuudesta (Baddeley ym. 2000, Kint ym. 2003, Illian ym. 2008: 331). Kuitenkin lokaalien autokorrelaatioindeksien perusteella tämä alue aiheutti valtaosan puiden läpimitan ja lajin pitkän matkan autokorrelaatiosta ja voimisti lyhyen matkan autokorrelaatiota (kts. myös lii-

te analyysistä pelkälle koealan tasalaatuiselle länsiosalle). Lisäksi alue oli puustoltaan erityisen tiheä ja lisäsi siksi puuston globaalia ryhmittyneisyyttä. Lämpimän ja puulajin lyhyen matkan autokorrelaatiota aiheuttavia samankokoisten ja -lajisten puiden pienikokoisia ryhmittymiä esiintyi koko koealalla, mutta runsaimmin koealan suolla ja sen ympäristössä. Vaikka puilla oli keskimäärin taipumusta ryhmittyä samankokoisten ja -lajisten puiden kesken, tästä taipumuksesta esiintyi lokaalia vaihtelua. Metsässä oli myös läpimitaltaan vaihtelevampia alueita, ja kuusia ja koivuja kasvoi myös sekoittuneesti.

Koealan suoalueen aiheuttamaa laajan mittakaavan poikkeamaa puuston rakenteessa selittää se, että alue poikkesi kasvupaikkatyypiltään ja siten esimerkiksi maaperältään muusta koealasta. Sen sijaan koealan hyvin runsaskuusin itäosa ja koealan hyvin avoin pohjois-keskiosa olivat laajoja puustoltaan poikkeavia alueita, joita mikään selvä ympäristöolojen vaihtelu ei selittänyt. Tämä viittaa siihen, että varsinkin ympäristöolojen vaihtelu voi johtaa laajoihin muusta puustosta poikkeaviin alueisiin, mutta tasalaatuiseltakin vaikuttavilla metsäalueilla tällaisia laajan mittakaavan poikkeamia voi esiintyä. Tällaisen suuren mittakaavan vaihtelun tutkimiseen tarvittaisiin vielä tämänkin työn koealaa selvästi laajempia koealoja. Metsän rakenteen pienen mittakaavan vaihtelua ja säännönmukaisuuksia, kuten autokorrelaatiota ja ryhmittyneisyyttä, voivat puolestaan selittää puiden väliset vuorovaikutukset, kuten kilpailu ja kasvullinen lisääntyminen (Pielou 1961, Uria-Diez ja Pommerening 2017). Suoalueen aiheuttaman laajan mittakaavan ympäristöolojen vaihtelun lisäksi pienimuotoisempikin kasvuolosuhteiden vaihtelu esimerkiksi sopivien uudistumisalustojen (Grenfell ym. 2011) osalta todennäköisesti vaikuttaa puuston pienen mittakaavan rakenteeseen.

Puiden keskimääräinen kasvutila kasvoi puun koon kasvaessa ja oli suurempi koivuilla kuin kuusilla, mikä näkyi sekä globaalisti että lokaalisti (kuvat 4, 9a, 10a ja 11). Pienten puiden painottuminen tiheille alueille ja suurten puiden painottuminen avoimille alueille vaikutti selvältä koko koealalla vallitsevalta säännönmukaisuudelta, jossa ei juurikaan esiintynyt lokaalia vaihtelevuutta. Kuitenkin kasvutilan ja läpimitan lokaalit

G*-indeksit ovat keskiarvoja, jolloin keskiarvotettavien arvojen joukossa voi olla runsastikin vaihtelua. Puulajin osalta koivuja oli usein avoimemmilla alueilla kuin kuusia. Poikkeuksen muodostivat tiheä koivuvaltainen suo sekä koealan lounaisosan tiheä pienten koivujen rykelmä. Näillä alueilla puut olivat kuitenkin suhteellisen pieniä ja puuston yleisrakenne avoin.

5.5 Menetelmien ja aineiston pohdintaa

Tässä käyttämäni mittaustavat ja analyysit ovat pääosin puuston rakenteen tutkimuksessa paljon käytettyjä vakiintuneita menetelmiä. Uudempana menetelmänä käytin lokaaleja autokorrelaatioindeksejä (Anselin 1995, Ord & Getis 1995) kuvaamaan puuston rakenteen lokaalia vaihtelua ja sen yhteyttä globaaliin rakenteeseen. Lokaaleja autokorrelaatioindeksejä on käytetty mm. alleelifrekvenssien autokorrelaation ja kasvien levinneisyyden tutkimiseen koealalla (Sokal ym. 2008b), tautikeskittymien havaitsemiseen (Getis & Ord 1992) ja spatiaalisten mallien lokaalin toimivuuden parantamiseen (Räty & Kangas 2007). Lisäksi Wells ja Getis (1999) käyttivät lokaalia G*-indeksiä erottamaan suurten vanhojen puiden ryhmittymiä pienten puiden ryhmittymistä. Tätä työtä vastaavaan puuston lokaalin rakenteen yleiskuvaukseen lokaaleja autokorrelaatioindeksejä ei tietääkseni ole käytetty. Kuitenkin tässä työssä lokaalit autokorrelaatioindeksit kuvasivat puuston luontaista lokaalia vaihtelevuutta helposti hahmotettavalla tavalla ja auttoivat arvioimaan globaalien analyysien oletusten rikkoutumisen vaikutusta. Siksi niitä tai jotain muuta lokaalia menetelmää, kuten kriging-analyysyä (esim. Biondi ym. 1994), kannattaa käyttää varsinkin suurilla rakenteeltaan vaihtelevilla koealoilla.

Aineiston osalta selvimmin tuloksiin vaikutti koealan suo. Siksi tein kaikki globaalit analyysit erikseen koealan tasalaatuisemmalle osalle suoalueesta länteen (liite, kuva L1). Tulokset olivat olennaisilta piirteiltään samanlaiset kuin koko koealalta saadut tulokset, lähinnä suuren mittakaavan vaihtelu väheni selvästi. Metsän keskitiheys las-
ki ja puiden keskikoko kasvoi hiukan, kun suoalueen ja sen ympäristön keskimääräistä

pienempien puiden tihentymä jäi pois (taulukko L1). Samalla puiden kasvutilat kasvoivat (kuvat L3 ja L4 ja taulukko L2). Kuitenkin puiden keskimääräinen kasvutila kasvoi edelleen läpimittaluokan kasvaessa ja oli suurempi koivuilla kuin kuusilla. Myös puiden ryhmittyneisyys väheni edelleen läpimittaluokan kasvaessa (kuva L5). Erityisesti läpimittaluokan 5–10 cm puiden ryhmittyneisyys väheni, koska tämän kokoisia puita oli paljon suolla ja sen ympäristössä.

Analyysien rajaaminen pelkkään koealan länsiosaan heikensi selvästi autokorrelaatiota puiden läpimitassa ja lajissa. Läpimitan lyhyen matkan autokorrelaatio heikkeni jonkin verran, ja autokorrelaatio lähes hävisi noin kymmenen metrin jälkeen (kuva L6a). Lähekkäiset puut olivat edelleen keskimääräistä pienempiä, mutta tämäkin vaikutus lähes katosi, kun puut olivat yli kymmenen metrin päässä toisistaan (kuva L6b). Kuusilla ja koivuilla lähekkäiset, alle 5 metrin sisällä toisistaan kasvavat rungot olivat edelleen odotusarvoa todennäköisemmin samaa lajia (kuva L7). Kuitenkin kuusi-kuusiparien osuus tasoittui molemmin puolin odotusarvoaan jo viiden metrin jälkeen. Koivu-koivuparien osuus pieneni, mutta säilyi heikosti kohonneena koko 50 metrin matkan.

Pelkälle koealan tasalaatuiselle länsiosalle tehdyt analyysit vahvistivat lokaalien indeksien perusteella saatua kuvaa koealan itäosan vaikutuksesta koko koealan globaaliin rakenteeseen. Alueen laajat muusta puustosta poikkeavat rakenteet näkyivät puiden läpimitan ja lajin pitkän matkan autokorrelaationa ja voimistuneena lyhyen matkan autokorrelaationa. Lisäksi alue voimisti puuston globaalia ryhmittyneisyyttä. Erityisesti suoalue toimii esimerkkinä siitä, miten koealan ympäristöolojen lokaali vaihtelu voi näkyä puuston rakenteessa globaalina autokorrelaationa ja ryhmittyneisyytenä.

5.6 Tulosten soveltaminen metsien hoidossa ja ennallistamisessa

Metsäluonnon monimuotoisuuden tilan parantamiseksi talousmetsissä tarvittaisiin nykyistä monipuolisempia metsänrakenteita (Angelstam ym. 1998, Kuuluvainen ym. 2002). Tässäkin havaittua vanhan metsän mosaiikkimaisesti vaihtelevaa rakennetta voidaan jäl-

jitellä talousmetsissä erilaisilla osittaisilla hakkuilla ja jatkuvalla metsänkasvatuksella (Lähde ym. 1999, Bergeron ym. 2002, Larsen & Nielsen 2007, Pukkala ym. 2012). Vastaavasti ennallistettavissa metsissä pienaukottaminen puita kaatamalla, kaulaamalla tai vahingoittamalla voi auttaa palauttamaan vanhan metsän rakennepiirteitä (Vanha-Majamaa ym. 2007, Similä & Junninen 2011).

Tässä työssä kuvaamani metsäalue antaa yhden vertailuekosysteemin, jonka olennaisia rakennepiirteitä voidaan edelleen jäljitellä talousmetsissä ja ennallistettavissa metsissä metsien luontaisen vaihtelun jäljittelyperiaatteen mukaisesti (Kuuluvainen ym. 2002, Halme ym. 2013). Lokaalit kartat antavat selkeän visualisoinnin siitä, miten puuston tiheys, puiden läpimitta ja kuusi-koivusuhde voivat vaihdella metsän sisällä. Globaalit analyysit kertovat puuston rakenteen keskimääräisistä säännönmukaisuuksista.

Tässä työssä puuston rakenteessa olennaista oli rakenteen voimakas vaihtelevuus monessa mittakaavassa. Puiden kasvutilojen osalta vastaavanlaista vaihtelua voidaan jäljitellä hakkuiden ja pienaukotuksen yhteydessä jättämällä metsään pienempiä ja laajempia tiheämpiä ja avoimempia alueita kuvan 11 tapaan. Tulosten perusteella puiden kasvu-tilan määrässä voi olla runsaasti vaihtelua ja koivuille voidaan keskimäärin jättää hiukan kuusia enemmän tilaa (kuvat 3 ja 4 sekä taulukko 2). Lisäksi pienten puiden voidaan antaa kasvaa keskimäärin suuria puita tiheämmässä ja epätasaisemmin jakautuneina (kuvat 4 ja 5, kts. myös Kenkel ym. 1997, Doležal ym. 2006, Uria-Diez & Pommerening 2017).

Tässä työssä kuvatulla koealalla puiden läpimitta- ja puulajisuhteet vaihtelivat lokaalisti (kuvat 9 ja 10). Puiden läpimittojen kannalta vastaavanlaista vaihtelua voidaan jäljitellä antamalla puiden keskiläpimitan vaihdella alueellisesti eri laajuisina alueina kuvan 9a tapaan. Samoin voidaan jättää vaihtelua siihen, kuinka samansuuruisia lähekkäiset puut ovat kuvan 9c tapaan. Vastaavasti kuusi-koivusuhde voi vaihdella eri mittakaavoissa kuten kuvassa 10a. Työn tulosten perusteella lähekkäisten puiden voi antaa olla spatiaalisen satunnaistilanteen odotusarvoon verrattuna samankokoisempia ja kuusten ja koivujen osalta todennäköisemmin samaa lajia (kuvat 6 ja 7). Kuitenkin tulokset

erikokoisten ja -lajisten puiden keskinäisestä sijoittumisesta ovat olleet jossain määrin vaihtelevia (Doležal ym. 2006, Kreutz ym. 2015).

Työn tulosten perusteella metsän luontaisen vaihteluvälin jäljittelyyn kuuluvat myös suuret muusta puustosta poikkeavat alueet. Metsässä kannattaa kiinnittää huomiota erityisesti siihen, vaihtelevatko metsän ympäristöolot, kuten maaperän kosteus ja ravinteisuus, ja vaikuttaako vaihtelu mahdollisesti puuston rakenteeseen. Tasalaatuiseltakin vaikuttavassa metsässä voi esiintyä suuren mittakaavan vaihtelua. Fennoskandian luonnonmetsien, mukaan lukien vanhojen pohjoisboreaalisten kuusimetsien, spatiaalisesta rakenteesta on vasta varsin vähän tietoa. Siksi lisää tutkimusta tarvittaisiin, jotta voitaisiin ymmärtää näiden metsien rakenteen luontaista vaihtelevuutta ja sitä, missä määrin tämän työn tulokset ovat yleistettävissä ja sovellettavissa.

6 Yhteenveto

Tässä työssä kuvasin erikokoisten ja -lajisten puiden kasvutilan vaihtelua ja puuston spatiaalista rakennetta globaalisti ja lokaalisti vanhassa pohjoisborealisessa kuusimetsässä Värriön luonnonpuistossa. Metsä oli tyypillinen erikokoisten ja -lajisten, elävien ja kuolleiden puiden luonnehtima vanha pohjoisboreaalinen kuusimetsä. Puilla oli keskimäärin 17,5 neliometriä kasvutilaa, ja kasvutilan määrä vaihteli välillä 0,18–111 m². Puiden keskimääräinen kasvutila kasvoi puiden läpimittaluokan kasvaessa noin kaksinkertaiseksi pienimmästä kokoluokasta suurimpaan. Koivuilla oli kaikissa läpimittaluokissa keskimäärin 5–10 neliometriä enemmän kasvutilaa kuin kuusilla. Puiden ryhmittäisyys väheni läpimittaluokan kasvaessa. Puun läpimitta ja laji olivat positiivisesti spatiaalisesti autokorreloituneita, selvimmin noin viiteen metriin asti ja heikosti pidemmällä etäisyyksillä.

Lokaalissa mittakaavassa erikokoisten ja -lajisten puiden sijoittumisessa ja kasvutiloissa oli sekä suuren että pienen mittakaavan vaihtelua. Koealalla oli laajoja puustoltaan

poikkeavia alueita. Puiden kasvutilat vaihtelivat lokaalisti pienempien ja suurempien tiheämpien ja avoimempien aluiden välillä. Kasvutilojen kasvaminen puiden läpimittaluokan kasvaessa ja koivujen kuusia suuremmat kasvutilat näkyivät myös lokaaleina säännönmukaisuuksina. Vaikka keskimäärin puilla oli taipumusta ryhmittyä samankokoisten ja -lajisten puiden kesken, lähekkäiset puut saattoivat olla hyvinkin vaihtelevan kokoisia ja kuusia ja koivuja kasvoi myös sekoittuneesti.

Tämän työn tulokset täydentävät aiempaa varsin vähäistä tietoa Fennoskandian vanhojen pohjoisboreaalisten kuusimetsien spatiaalisesta rakenteesta (Kuuluvainen & Aakala 2011). Erityisesti puiden kasvutilojen vaihtelun ja puuston lokaalin rakenteen kuvaus suurella koealalla ovat ensimmäisiä Fennoskandiassa. Nämä metsät ovat rakenteeltaan erikokoisten ja -lajisten puiden ja niiden välisten tilojen mosaiikkeja (Lilja ym. 2006, Caron ym. 2009). Tässä työssä tehdyt globaalit ja lokaalit analyysit kuvasivat, miten puut ja niiden väliset tilat sijoittuivat suhteessa toisiinsa, miten ja millaisin säännönmukaisuuksin yhden suuren metsäalueen mosaiikki rakentui palasistaan.

Tässä kuvaamani metsäalue tarjoaa yhden vertailuekosysteemin, jonka rakennepiirteistä voidaan ottaa mallia metsien hoidossa ja ennallistamisessa metsien luontaisen vaihtelun jäljittelyperiaatteen mukaisesti (Landres ym. 1999, Kuuluvainen ym. 2002). Jäljittelyn kannalta koealan puuston rakenteessa olennaista oli voimakas monimittakaavainen vaihtelu puiden kasvutiloissa sekä erikokoisten ja -lajisten puiden keskinäisessä sijoittumisessa.

Fennoskandian vanhojen pohjoisboreaalisten kuusimetsien spatiaalisesta rakenteesta ja tilan määrän vaihtelusta on vielä varsin vähän tietoa. Näiden avointen metsien tilarakenteiden vaihtelusta ja puiden kasvutiloista esimerkiksi puiden latvukset huomioon ottaen olisi mielenkiintoista tehdä jatkotutkimusta. Lisätutkimusta tarvittaisiin myös erikokoisten ja -lajisten puiden keskinäisestä sijoittumisesta, muiden puulajien kuin kuusten ja koivujen spatiaalisuudesta ja metsän sisäisestä laajan mittakaavan vaihtelusta. Pysyvät koealat mahdollistaisivat metsän kehityksen tutkimisen ja aikamittakaavan mukaan

ottamisen. Yleisestikin ymmärrystä tarvittaisiin lisää Fennoskandian metsien vaihtelevuudesta sellaisena kuin se toteutuisi luonnontilaisessa metsämaisemassa esimerkiksi kasvupaikkatyypin, metsän kehitysvaiheen ja maantieteellisen sijainnin mukaan. Tätä tietoa voitaisiin hyödyntää metsien hoidossa ja ennallistamisessa siten, että tulevaisuudessa metsämaisema ja metsien käyttö olisivat nykyistä kestävämmällä pohjalla niin taloudellisesti, sosiaalisesti kuin ekologisestikin.

7 Kiitokset

Kiitän sydämellisesti Timo Kuuluvaista ja Tuomas Aakalaa suuresta avusta työn kaikissa vaiheissa. Työn aineisto on peräisin heidän vetämästään suurkoealan mittaushankkeesta, joka puolestaan osa suurempaa tiedettä ja taidetta yhdistävää hanketta "50 hectares of boreal old-growth forest" eli "Olipa kerran metsä". Timo ja Tuomas auttoivat koko työn ajan tutkimuskysymysten muotoilusta menetelmien valintaan ja tulosten ihmettelystä pitkään kirjoitusurakkaan. Teiltä sai matalalla kynnyksellä ja nopeasti aina apua, neuvoa ja kommentteja, jotka auttoivat joka kerta eteenpäin.

Kiitän hirmuisesti Jussi Kauhasta hauskoista kahdesta kuukaudesta aarniometsän puita mittaamassa ja järkkymättömän huolellisesta puuston mittauksesta. Samoin kiitän Helinä Poutamoa, Sara Lankista ja Rabins Gaudelia koealan pohjoispuolen mittauksesta.

Kiitän suuresti Koneen säätiötä hankkeen rahoituksesta, jota ilman koealan mittaus tai tämä opinnäytetyö eivät olisi olleet mahdollisia.

Kiitän valtavasti Värriön tutkimusasemaa ja sen väkeä upeista ja toimivista puitteista puuston mittaustyölle ja mukavasta seurasta. Kiitän myös Ilona Ylivinkkaa, joka esitteli LaTeX:in hyviä puolia niin vakuuttavasti, että kirjoitin gradun sillä.

Erityisesti kiitän rakasta perhettäni korvaamattomasta tuesta gradun ja koko opintoputken aikana.

8 Lähteet

- Aakala T. 2018: Forest fire histories and tree age structures in Värriö and Maltio Strict Nature Reserves, Northern Finland. — *Boreal Env Res* 23: 209–219.
- Aakala T. & Keto-Tokoi P. 2011: The old Norway spruce forests of northern boreal Fennoscandia are alive and well: A review of Sirén (1955). — *Scandinavian journal of forest research* 26: 25–33.
- Aakala T., Kuuluvainen T., Wallenius T. & Kauhanen H. 2009: Contrasting patterns of tree mortality in late-successional *Picea abies* stands in two areas in northern Fennoscandia. — *Journal of vegetation science* 20: 1016–1026.
- Aakala T., Shimatani K., Abe T., Kubota Y. & Kuuluvainen T. 2016: Crown asymmetry in high latitude forests: disentangling the directional effects of tree competition and solar radiation. — *Oikos* 125: 1035–1043.
- Ahti T., Hämet-Ahti L. & Jalas J. 1968: Vegetation zones and their sections in northwestern Europe. — *Annales Botanici Fennici* 5: 169–211.
- Aksenov D. 1999: *The last of the last: the old-growth forests of boreal Europe*. — Taiga Rescue Network. 67 s.
- Angelstam P.K. 1998: Maintaining and restoring biodiversity in European boreal forests by developing natural disturbance regimes. — *Journal of vegetation science* 9: 593–602.
- Anselin L. 1995: Local indicators of spatial association—LISA. — *Geographical analysis* 27: 93–115.
- Aussenac G. 2000: Interactions between forest stands and microclimate: ecophysiological aspects and consequences for silviculture. — *Annals of Forest Science* 57: 287–301.
- Baddeley A.J., Møller J. & Waagepetersen R. 2000: Non-and semi-parametric estimation of interaction in inhomogeneous point patterns. — *Statistica Neerlandica* 54: 329–350.

- Bergeron Y., Leduc A., Harvey B.D. & Gauthier S. 2002: Natural fire regime: a guide for sustainable management of the Canadian boreal forest. — *Silva Fennica* 36: 81–95.
- Biging G.S. & Dobbertin M. 1992: A comparison of distance-dependent competition measures for height and basal area growth of individual conifer trees. — *Forest science* 38: 695–720.
- Biondi F., Myers D.E. & Avery C.C. 1994: Geostatistically modeling stem size and increment in an old-growth forest. — *Canadian journal of forest research* 24: 1354–1368.
- Bonan G.B. & Shugart H.H. 1989: Environmental factors and ecological processes in boreal forests. — *Annual review of ecology and systematics* 20: 1–28.
- Boots B. 2002: Local measures of spatial association. — *Écoscience* 9: 168–176.
- Boots B. 2003: Developing local measures of spatial association for categorical data. — *Journal of Geographical Systems* 5: 139–160.
- Boots B. 2006: Local configuration measures for categorical spatial data: binary regular lattices. — *Journal of Geographical Systems* 8: 1–24.
- Bormann F.H. & Likens G.E. 1979: *Pattern and process in a forested ecosystem: disturbance, development and the steady state based on the Hubbard Brook ecosystem study*. — Springer, New York. 253 s.
- Cajander A.K. 1926: Metsätyyppteoria. — *Acta Forestalia Fennica* 29: 1–84.
- Canham C.D., Papaik M.J., Uriarte M., McWilliams W.H., Jenkins J.C. & Twery M.J. 2006: Neighborhood analyses of canopy tree competition along environmental gradients in New England forests. — *Ecological applications* 16: 540–554.
- Caron M.-N., Kneeshaw D.D., Grandpré L.D., Kauhanen H. & Kuuluvainen T. 2009: Canopy gap characteristics and disturbance dynamics in old-growth *Picea abies* stands in northern Fennoscandia: Is the forest in quasi-equilibrium? — *Annales Botanici Fennici* 46: 251–262.
- Cressie N.A. 1993: *Statistics for spatial data*. John Wiley & Sons, Inc. 900 s.

- Doležal J., Šrutek M., Hara T., Sumida A. & Penttilä T. 2006: Neighborhood interactions influencing tree population dynamics in nonpyrogenous boreal forest in northern Finland. — *Plant Ecology* 185: 135–150.
- Edman M. & Jonsson B.G. 2001: Spatial pattern of downed logs and wood-decaying fungi in an old-growth *Picea abies* forest. — *Journal of vegetation science* 12: 609–620.
- Edman M., Jönsson M. & Jonsson B.G. 2007: Fungi and wind strongly influence the temporal availability of logs in an old-growth spruce forest. — *Ecological applications* 17: 482–490.
- Esseen P.-A., Ehnström B., Ericson L. & Sjöberg K. 1997: Boreal forests. — *Ecological bulletins* 46: 16–47.
- Franklin J.F., Shugart H.H. & Harmon M.E. 1987: Tree death as an ecological process. — *BioScience* 37: 550–556.
- Fraver S., Jonsson B.G., Jönsson M. & Esseen P.-A. 2008: Demographics and disturbance history of a boreal old-growth *Picea abies* forest. — *Journal of vegetation science* 19: 789–798.
- Fraver S., D'Amato A.W., Bradford J.B., Jonsson B.G., Jönsson M. & Esseen P.A. 2014: Tree growth and competition in an old-growth *Picea abies* forest of boreal Sweden: influence of tree spatial patterning. — *Journal of vegetation science* 25: 374–385.
- Gavrikov V., Grabarnik P.Y. & Stoyan D. 1993: Trunk-top relations in a Siberian pine forest. — *Biometrical journal* 35: 487–498.
- Geary R.C. 1954: The contiguity ratio and statistical mapping. — *The incorporated statistician* 5: 115–146.
- Getis A. & Ord J.K. 1992: The analysis of spatial association by use of distance statistics. — *Geographical analysis* 24: 189–206.
- Getis A. & Aldstadt J. 2004: Constructing the spatial weights matrix using a local statistic. — *Geographical analysis* 36: 90–104.

- Getzin S., Wiegand T., Wiegand K. & He F. 2008: Heterogeneity influences spatial patterns and demographics in forest stands. — *Journal of Ecology* 96: 807–820.
- Goff F.G. & West D. 1975: Canopy-understory interaction effects on forest population structure. — *Forest Science* 21: 98–108.
- Grenfell R., Aakala T. & Kuuluvainen T. 2011: Microsite occupancy and the spatial structure of understorey regeneration in three late-successional Norway spruce forests in northern Europe. — *Silva Fennica* 45: 1093–1110.
- Haase P. 1995: Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's K-function: Introduction and methods of edge correction. — *Journal of vegetation science* 6: 575–582.
- Halme P., Allen K.A., Auniņš A., Bradshaw R.H., Brūmelis G., Čada V., Clear J.L., Eriksson A.-M., Hannon G. & Hyvärinen E. 2013: Challenges of ecological restoration: lessons from forests in northern Europe. — *Biological Conservation* 167: 248–256.
- Hansen A.J., Spies T.A., Swanson F.J. & Ohmann J.L. 1991: Conserving biodiversity in managed forests. — *BioScience* 41: 382–392.
- Harmon M.E. & Franklin J.F. 1989: Tree seedlings on logs in Picea-Tsuga forests of Oregon and Washington. — *Ecology* 70: 48–59.
- Harper J.L., Clatworthy J., McNaughton I. & Sagar G. 1961: The evolution and ecology of closely related species living in the same area. — *Evolution* 15: 209–227.
- Havas P. & Kubin E. 1983: Structure, growth and organic matter content in the vegetation cover of an old spruce forest in northern Finland. — *Annales Botanici Fennici* 20: 115–149.
- Hédl R., Svátek M., Dančák M., Rodzay A., Salleh A. & Kamariah A. 2009: A new technique for inventory of permanent plots in tropical forests: a case study from lowland dipterocarp forest in Kuala Belalong, Brunei Darussalam. — *Blumea-Biodiversity, Evolution and Biogeography of Plants* 54: 124–130.

- Heikinheimo O. 1920: *Kuusen iän määramisestä ja kuusen myöhäisjuurista = Über die Bestimmung des Alters der Fichte und ihre Adventivwurzeln.* — Metsätieteellinen koelaitos, Helsinki.
- Heikinheimo O. 1922: *Pohjois-Suomen kuusimetsien hoito = Über die Bewirtschaftung der Fichtenwälder Nordfinnlands.* — Metsätieteellinen koelaitos, Helsinki.
- Henriksen S. & Hilmo O. (toim.) 2015: *Rødlista for arter 2015 - Et innblikk i metode og resultat.* — Artsdatabanken, Norge. 35 s.
- Hesselman H. 1926: Studier över barrskogens humustäcke, dess egenskaper och beroende av skogsvården. — *Meddelanden från statens skogsförsöksanstalt* 22: 169–552.
- Hofgaard A. 1993a: Structure and regeneration patterns in a virgin *Picea abies* forest in northern Sweden. — *Journal of vegetation science* 4: 601–608.
- Hofgaard A. 1993b: Seed rain quantity and quality, 1984–1992, in a high altitude old-growth spruce forest, northern Sweden. — *New Phytologist* 125: 635–640.
- Houle G. 1992: Spatial relationship between seed and seedling abundance and mortality in a deciduous forest of north-eastern North America. — *Journal of Ecology* 80: 99–108.
- Hyvärinen V. & Sepponen P. 1988: *Kivalon alueen paksusammalkuusikoiden puulaji- ja metsäpalohistoriaa.* — Metsäntutkimuslaitos, Helsinki. 26 s.
- Illian J., Penttinen A., Stoyan H. & Stoyan D. 2008: *Statistical analysis and modelling of spatial point patterns.* — John Wiley & Sons, Ltd, Cornwall. 534 s.
- Jones C.G., Lawton J.H. & Shachak M. 1997: Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. — *Ecology* 78: 1946–1957.
- Jukko E. 2010: *Ilmastotekijöiden ja häiriöiden vaikutus kuusen kasvuun Pohjois-Suomessa.* — Pro gradu. Helsingin yliopisto, Metsäekologian laitos. 52 s.
- Kalela A. 1961: Waldvegetationszonen Finnlands und ihre klimatischen Paralleltypen. — *Vanamo* 16: 65–83.
- Keane R.E., Hessburg P.F., Landres P.B. & Swanson F.J. 2009: The use of historical

- range and variability (HRV) in landscape management. — *Forest Ecology and Management* 258: 1025–1037.
- Kenkel N., Hoskins J. & Hoskins W. 1989: Edge effects in the use of area polygons to study competition. — *Ecology* 70: 272–274.
- Kenkel N., Hendrie M. & Bella I. 1997: A long-term study of *Pinus banksiana* population dynamics. — *Journal of vegetation science* 8: 241–254.
- Kint V., Van Meirvenne M., Nachtergale L., Geudens G. & Lust N. 2003: Spatial methods for quantifying forest stand structure development: a comparison between nearest-neighbor indices and variogram analysis. — *Forest science* 49: 36–49.
- Korsman K., Koistinen T., Kohonen J., Wennerström M., Ekdahl E., Honkamo M., Idman H. & Pekkala Y. 1997: Suomen kallioperäkartta – berggrundskarta över Finland – Bedrock map of Finland 1 : 1 000 000. — Geologian tutkimuskeskus, Helsinki.
- Kreutz A., Aakala T., Grenfell R. & Kuuluvainen T. 2015: Spatial tree community structure in three stands across a forest succession gradient in northern boreal Fennoscandia. — *Silva Fennica* 49(2), artikkelitunnus 1279.
- Kubin E. 1981: Luonnontilaisen vanhan HMT-kuusikon rakenteesta ja ekologiasta. — *Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja* 24: 1–10.
- Kuuluvainen T. 1994: Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review. — *Annales Zoologici Fennici* 31: 35–51.
- Kuuluvainen T. 2002: Natural variability of forests as a reference for restoring and managing biological diversity in boreal Fennoscandia. — *Silva Fennica* 36: 97–125.
- Kuuluvainen T. & Aakala T. 2011: Natural forest dynamics in boreal Fennoscandia: a review and classification. — *Silva Fennica* 45: 823–841.
- Kuuluvainen T., Penttinen A., Leinonen K. & Nygren M. 1996: Statistical opportunities for comparing stand structural heterogeneity in managed and primeval forests: an example from boreal spruce forest in southern Finland. — *Silva Fennica* 30: 315–

- Laasasenaho J. 1982: Taper curve and volume functions for pine, spruce and birch. — *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 108.
- Lakari O.J. 1920: *Tutkimuksia kuusen ja männyn kasvusuhteista Pohjois-Suomen pakusammaltyypillä.* — Metsätieteellinen koelaitos, Helsinki.
- Landres P.B., Morgan P. & Swanson F.J. 1999: Overview of the use of natural variability concepts in managing ecological systems. — *Ecological applications* 9: 1179–1188.
- Larsen J.B. & Nielsen A.B. 2007: Nature-based forest management—Where are we going? Elaborating forest development types in and with practice. — *Forest Ecology and Management* 238: 107–117.
- Legendre P. & Fortin M.J. 1989: Spatial pattern and ecological analysis. — *Vegetatio* 80: 107–138.
- Lilja S., Wallenius T. & Kuuluvainen T. 2006: Structure and development of old *Picea abies* forests in northern boreal Fennoscandia. — *Écoscience* 13: 181–192.
- Linder P., Elfving B. & Zackrisson O. 1997: Stand structure and successional trends in virgin boreal forest reserves in Sweden. — *Forest Ecology and Management* 98: 17–33.
- Lindholm T. 2004: Suomen metsät 1850. — Kirjassa: Kuuluvainen T., Saaristo L., Ketotokoi P., Kostamo J., Kuuluvainen J., Kuusinen M., Ollikainen M. & Salpakivi-Salomaa P. (toim.), *Metsän kätköissä : Suomen metsäluonnon monimuotoisuus*: 119. FIBRE/Edita Publishing Oy, Helsinki. 381 s.
- Lorimer C.G. & Frelich L.E. 1984: A simulation of equilibrium diameter distributions of sugar maple (*Acer saccharum*). — *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 11: 193–199.
- Lundqvist L. & Nilson K. 2007: Regeneration dynamics in an uneven-aged virgin Norway spruce forest in northern Sweden. — *Scandinavian journal of forest research* 22: 304–309.

- Lundqvist L. & Elfving B. 2010: Influence of biomechanics and growing space on tree growth in young *Pinus sylvestris* stands. — *Forest Ecology and Management* 260: 2143–2147.
- Lännenpää A., Aakala T., Kauhanen H. & Kuuluvainen T. 2008: Tree mortality agents in pristine Norway spruce forests in northern Fennoscandia. — *Silva Fennica* 42: 151–163.
- MacArthur R.H. & MacArthur J.W. 1961: On bird species diversity. — *Ecology* 42: 594–598.
- Mateu J., Usó J. & Montes F. 1998: The spatial pattern of a forest ecosystem. — *Ecological Modelling* 108: 163–174.
- McCarthy J. 2001: Gap dynamics of forest trees: a review with particular attention to boreal forests. — *Environmental reviews* 9: 1–59.
- Mikola P. 1942: Koivun vesomisesta ja sen metsänhoidollisesta merkityksestä. *Acta Forestalia Fennica* 50: 1–102.
- Mori A. & Takeda H. 2003: Architecture and neighbourhood competition of understorey saplings in a subalpine forest in central Japan. — *Écoscience* 10: 217–224.
- Mäkinen H., Hynynen J., Siitonen J. & Sievänen R. 2006: Predicting the decomposition of Scots pine, Norway spruce, and birch stems in Finland. — *Ecological Applications* 16: 1865–1879.
- Niinemets Ü. & Valladares F. 2006: Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs. — *Ecological monographs* 76: 521–547.
- Norokorpi Y. 1979: Old Norway spruce stands, amount of decay and decay-causing microbes in northern Finland. — *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 97: 1–77.
- Näslund M. 1937: Skogsförsöksanstaltens gallringsförsök i tallskog. — *Meddelanden från Statens Skogsförsöksanstalt* 29: 1–120.

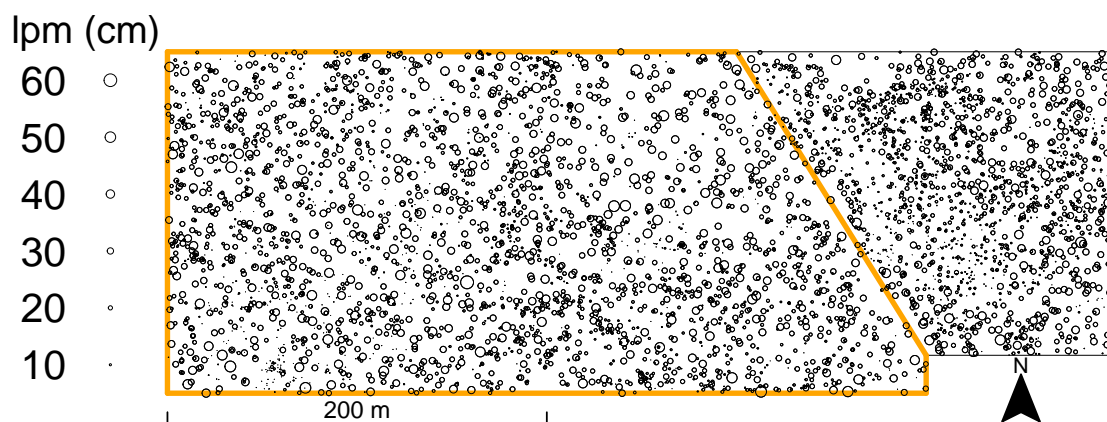
- Oliver M.A. & Webster R. 1990: Kriging: a method of interpolation for geographical information systems. — *International Journal of Geographical Information System* 4: 313–332.
- Ord J.K. & Getis A. 1995: Local spatial autocorrelation statistics: distributional issues and an application. — *Geographical analysis* 27: 286–306.
- Osara M. 1990: *Luonnonsuojelulain nojalla vuosina 1978-1984 rauhoitetut luonnonsuojelualueet ja luonnonmuistomerkit*. — Ympäristöministeriö. Helsinki. 284 s.
- Penttinen A., Stoyan D. & Henttonen H.M. 1992: Marked point processes in forest statistics. — *Forest science* 38: 806–824.
- Pielou E. 1961: Segregation and symmetry in two-species populations as studied by nearest-neighbour relationships. — *The Journal of Ecology* 49: 255–269.
- Pirinen P., Simola H., Aalto J., Kaukoranta J.-P., Karlsson P. & Ruuhela R. 2012: *Tilastoja suomen ilmastosta 1981-2010*. — Ilmatieteen laitos, Helsinki. 92 s.
- Pommerening A. 2002: Approaches to quantifying forest structures. — *Forestry: An International Journal of Forest Research* 75: 305–324.
- Pommerening A., Gonçalves A.C. & Rodríguez-Soalleiro R. 2011: Species mingling and diameter differentiation as second-order characteristics. — *Allgemeine Forst und Jagdzeitung* 182: 115–129.
- Pukkala T., Lähde E. & Laiho O. 2012: Continuous cover forestry in Finland – Recent research results. — Kirjassa: Gadow, K. v. & Pukkala, T. (toim.), *Continuous cover forestry*: 85–128. Springer, New York. 296 s.
- Pulliainen E. 1976: Birch forest damage caused by *Oporinia autumnata* Bkh. (Lep. Geometridae) in 1965-1966 in eastern Itäkäaira, northeastern Lapland. — *Annales entomologici Fennici* 42: 166–170.
- Rassi P., Hyvärinen E., Juslén A. & Mannerkoski I. (toim.) 2010: *Suomen lajien uhanalaisuus–Punainen kirja*. — Ympäristöministeriö ja Suomen ympäristökeskus, Helsinki. 685 s.

- Rathbun S.L. & Cressie N. 1994: A space-time survival point process for a longleaf pine forest in southern Georgia. — *Journal of the American Statistical Association* 89: 1164–1174.
- Riiali A., Penttinen A. & Kuusinen M. 2001: Bayesian mapping of lichens growing on trees. — *Biometrical Journal: Journal of Mathematical Methods in Biosciences* 43: 717–736.
- Ripley B.D. 1977: Modelling spatial patterns. — *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)* 39: 172–212.
- Rossi R.E., Mulla D.J., Journel A.G. & Franz E.H. 1992: Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. — *Ecological monographs* 62: 277–314.
- Räty M. & Kangas A. 2007: Localizing general models based on local indices of spatial association. — *European journal of forest research* 126: 279–289.
- Sandström J., Bjelke U., Carlberg T. & Sundberg S. (toim.) 2015: *Tillstånd och trender för arter och deras livsmiljöer: rödlistade arter i Sverige 2015*, — ArtDatabanken Rapporterar 17. ArtDatabanken, SLU, Uppsala. 63 s.
- Shorohova E., Kneeshaw D., Kuuluvainen T. & Gauthier S. 2011: Variability and dynamics of old-growth forests in the circumboreal zone: implications for conservation, restoration and management. — *Silva Fennica* 45: 785–806.
- Siitonen J. 2001: Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. — *Ecological bulletins* 49: 11–41.
- Silverman B.W. 1986: *Density estimation for statistics and data analysis*. — Chapman & Hall, London. 175 s.
- Similä M. & Junninen K. (toim.) 2011: *Metsien ennallistamisen ja luonnonhoidon opas*. — Metsähallituksen luonnonsuojelujulkaisuja. Sarja B 157. Metsähallitus, Helsinki. 191 s.
- Sirén G. 1955: The development of spruce forest on raw humus sites in northern Finland

- and its ecology. — *Acta Forestalia Fennica* 62(4).
- Sokal R.R., Oden N.L. & Thomson B.A. 1998a: Local spatial autocorrelation in biological variables. — *Biological Journal of the Linnean Society* 65: 41–62.
- Sokal R.R., Oden N.L. & Thomson B.A. 1998b: Local spatial autocorrelation in a biological model. — *Geographical analysis* 30: 331–354.
- Susiluoto S., Rasilo T., Pumpanen J. & Berninger F. 2008: Effects of grazing on the vegetation structure and carbon dioxide exchange of a Fennoscandian fell ecosystem. — *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 40: 422–431.
- Taskinen O., Ilvesniemi H., Kuuluvainen T. & Leinonen K. 2003: Response of fine roots to an experimental gap in a boreal *Picea abies* forest. — *Plant and Soil* 255: 503–512.
- Tikkanen O.-P., Martikainen P., Hyvärinen E., Junninen K. & Kouki J. 2006: Red-listed boreal forest species of Finland: associations with forest structure, tree species, and decaying wood. — *Annales Zoologici Fennici* 43: 373–383.
- Uria-Diez J. & Pommerening A. 2017: Crown plasticity in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) as a strategy of adaptation to competition and environmental factors. — *Ecological Modelling* 356: 117–126.
- Vanha-Majamaa I., Lilja S., Ryömä R., Kotiaho J., Laaka-Lindberg S., Lindberg H., Puttonen P., Tamminen P., Toivanen T. & Kuuluvainen T. 2007: Rehabilitating boreal forest structure and species composition in Finland through logging, dead wood creation and fire: the EVO experiment. — *Forest Ecology and Management* 250: 77–88.
- Vávřová P., Penttilä T., & Laiho R. 2009: Decomposition of Scots pine fine woody debris in boreal conditions: implications for estimating carbon pools and fluxes. — *Forest Ecology and Management* 257: 401–412.
- Wallenius T. 2002: Forest age distribution and traces of past fires in a natural boreal landscape dominated by *Picea abies*. — *Silva Fennica* 36: 201–211.
- Wallenius T.H., Pitkänen A., Kuuluvainen T., Pennanen J. & Karttunen H. 2005: Fire history and forest age distribution of an unmanaged *Picea abies* dominated landscape.

- *Canadian journal of forest research* 35: 1540–1552.
- Wells M.L. & Getis A. 1999: The spatial characteristics of stand structure in *Pinus torreyana*. — *Plant Ecology* 143: 153–170.
- Wyszomirski T. & Weiner J. 2009: Variation in local density results in a positive correlation between plant neighbor sizes. — *The American Naturalist* 173: 705–708.
- Ylläsjärvi I. & Kuuluvainen T. 2009: How homogeneous is the boreal forest? Characteristics and variability of old-growth forest on a *Hylocomium*—*Myrtillus* site type in the Pallas-Yllästunturi National Park, northern Finland. — *Annales Botanici Fennici* 46: 263–279.
- Zielonka T. 2006: When does dead wood turn into a substrate for spruce replacement? — *Journal of vegetation science* 17: 739–746.
- Östlund L., Zackrisson O. & Axelsson A.-L. 1997: The history and transformation of a Scandinavian boreal forest landscape since the 19th century. — *Canadian journal of forest research* 27: 1198–1206.

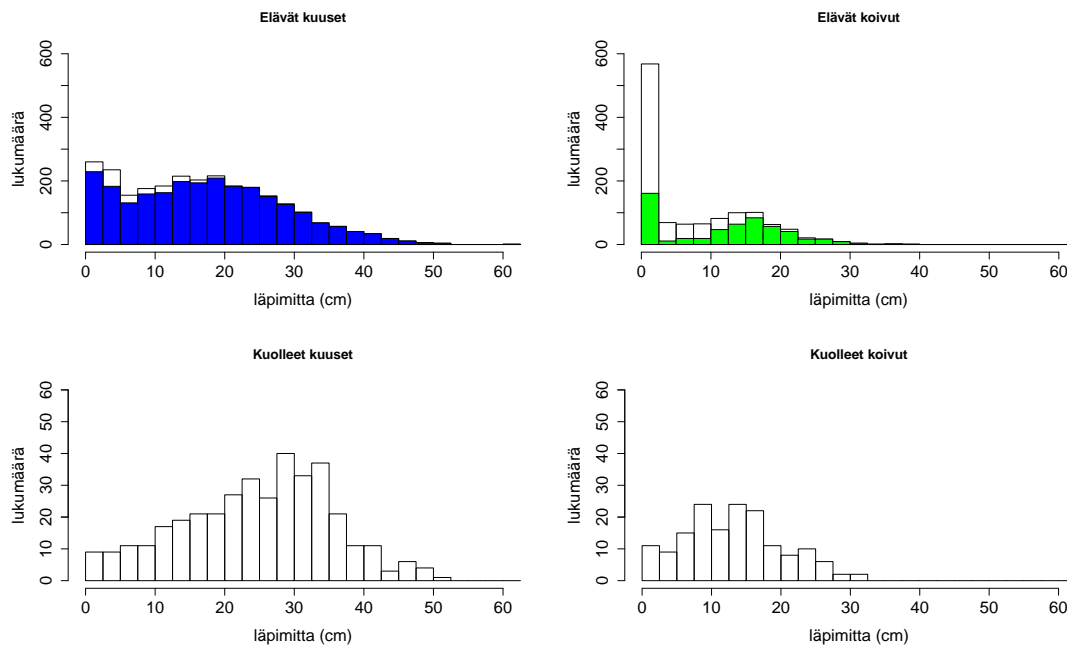
Liite: Puuston rakenteen analyysit koealan tasalaatuisesta länsiosasta



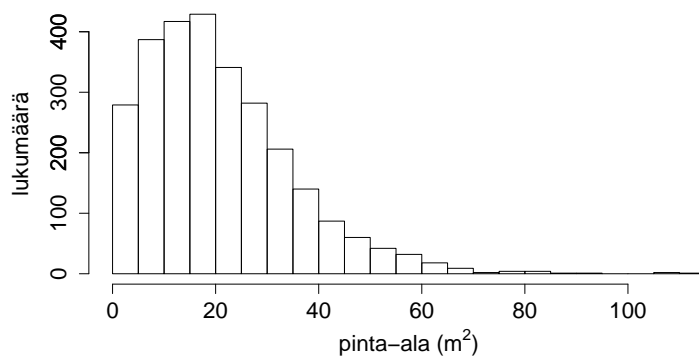
Kuva L1. Koealan puiden läpimitta ja koealan tasalaatuinen länsiosa (oranssilla). Ympyrät vastaavat koealan eläviä puita ja ympyrän koko on suhteessa puun läpimittaan.

Taulukko L1. Koealan puustotunnukset (sivurungot mukaan luettuna) ilman koealan itäosaa.

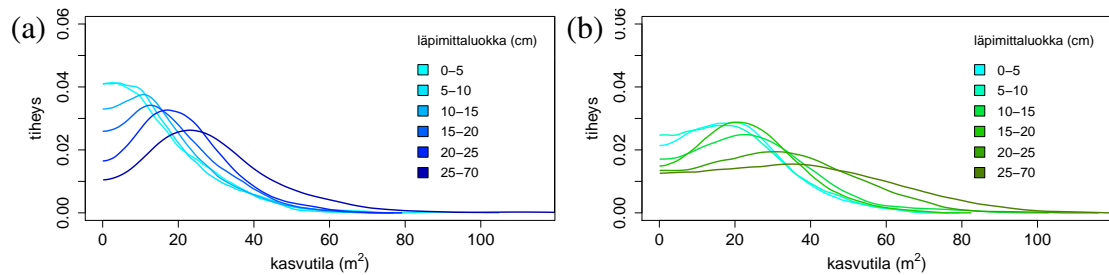
	Kuuset			Koivut			Kaikki		
	elävät	kuolleet	kaikki	elävät	kuolleet	kaikki	elävät	kuolleet	kaikki
lukumäärä	2635	372	3007	1215	162	1377	3871	544	4415
runkoja hehtaarilla	299	42	342	138	18	156	440	62	502
osuus lukumäärästä (%)	59,7	8,4	68,1	27,5	3,7	31,2	87,7	12,3	100,0
pohjapinta-ala (m ² /ha)	9,6	2,4	12,0	1,3	0,3	1,7	11,0	2,8	13,7
osuus pohjapinta-alasta (%)	69,7	17,6	87,3	9,7	2,4	12,0	79,9	20,1	100,0
tilavuus (m ³ /ha)	69,7	17,9	87,7	7,5	2,0	9,5	77,8	20,1	97,9
osuus tilavuudesta (%)	71,2	18,3	89,6	7,7	2,0	9,7	79,5	20,5	100,0
keskiläpimitta (cm)	16,9	24,8	17,9	7,6	13,4	8,3	14,0	21,2	14,8
suurin läpimitta (cm)	61,0	51,1	61,0	38,6	32,0	38,6	61,0	51,1	61,0
läpimitan variaatiokerroin	0,66	0,44	0,64	1,05	0,52	0,98	0,80	0,53	0,77
keskipituus (m)	10,9	3,2	9,8	7,6	1,5	6,4	10,2	2,7	9,1
suurin pituus (m)	26,2	22,0	26,2	19,1	16,2	19,1	26,2	22,0	26,2
pituuden variaatiokerroin	0,52	1,57	0,62	0,58	1,46	0,75	0,55	1,64	0,66



Kuva L2. Elävien ja kuolleiden kuusten ja koivujen läpimittajakaumat ilman koealan itäosaa. Elävillä puilla kasvullisesti syntyneiksi arvioitujen runkojen osuus on merkitty valkoisella.



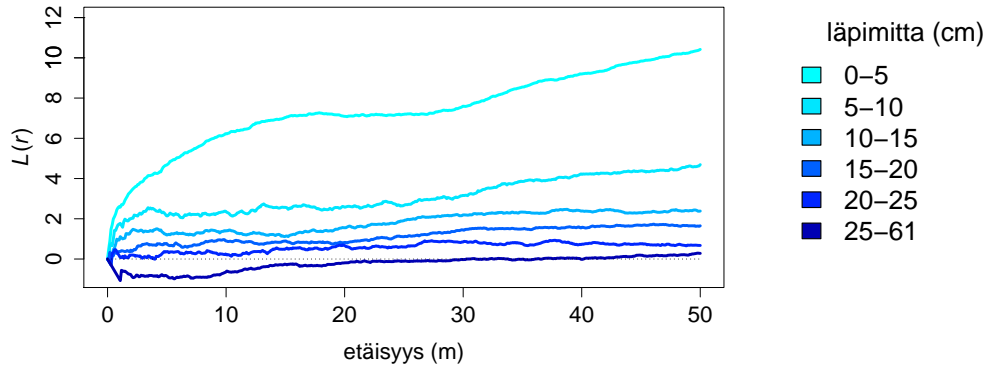
Kuva L3. Elävien puiden kasvutilojen jakauma ilman koealan itäosaa. Kasvutilat on laskettu kunkin puun runkoa vastaavan Voronoi-monikulmion pinta-alana.



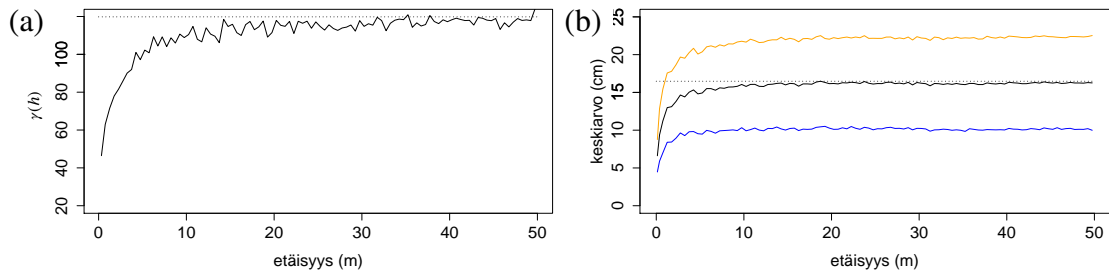
Kuva L4. Elävien puiden kasvutilojen jakaumat ilman koealan itäosaa tiheyssovituksena läpimittaluokittain, (a) kuusille, (b) koivuille. Kasvutilat on laskettu kunkin puun runkoa vastaavan Voronoi-monikulmion pinta-alana. Tiheyssovitus kuvaa puiden kasvutilojen kokojen runsaussuhteita. Kunkin käyrän ja x-akselin väliin jäävän alueen pinta-ala on 1.

Taulukko L2. Puiden kasvutilan jakaumien kvantiilit ja aritmeettinen keskiarvo läpimittaluokittain kuusille ja koivuille ilman koealan itäosaa. Puiden kasvutila on laskettu puuta vastaavan Voronoi-monikulmion pinta-alana.

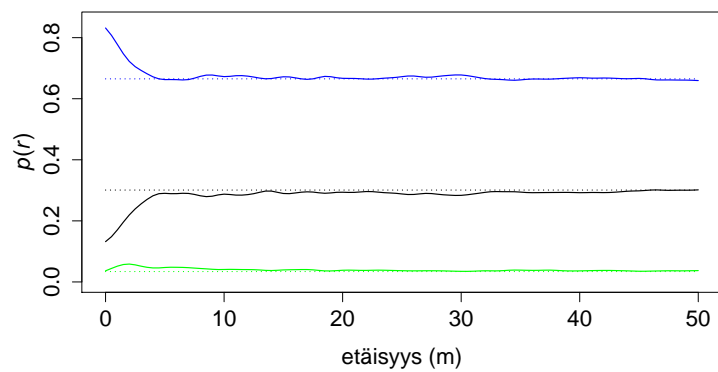
lpm (cm)	Kuuset						Koivut					
	kvantiili (%)					keskiarvo	kvantiili (%)					keskiarvo
	0	25	50	75	100		0	25	50	75	100	
0-5	0,2	5,9	11,7	23,0	66,7	15,8	0,7	12,3	19,3	27,3	58,9	20,4
5-10	0,5	6,1	12,0	21,5	91,2	15,1	2,2	12,0	16,8	24,4	49,4	20,1
10-15	0,8	7,7	13,6	21,8	61,0	16,4	1,5	15,4	23,9	34,1	75,7	25,0
15-20	0,4	9,3	16,0	25,1	61,3	18,2	2,8	15,2	22,5	29,7	58,6	23,3
20-25	1,8	13,2	19,2	27,4	61,6	20,8	3,4	19,2	31,4	46,2	78,9	31,5
25-70	2,5	17,1	25,5	35,9	110,9	28,3	8,9	20,4	36,5	47,3	81,8	36,6
kaikki	0,2	9,6	17,4	27,6	110,9	20,1	0,7	14,4	22,0	32,8	81,8	24,2



Kuva L5. Elävien puiden L-funktiot läpimittaluokittain ilman koealan itäosaa. Nollaa suuremmat arvot kertovat kokoluokan puiden taipumuksesta ryhmittyneeseen sijoittumiseen, nollaa pienempiä arvot kertovat taipumuksesta jakautua tilaan tasaisesti.



Kuva L6. (a) Puiden läpimitan (cm) variogrammi (yhtenäinen viiva) ilman koealan itäosaa ja varianssi (pisteiviiva), (b) keskimääräinen puuparien keskiläpimitta, kun metsän puut lajitellaan puupareihin niiden välisen etäisyyden mukaan (musta yhtenäinen viiva). Lisäksi puiden läpimitan keskiarvo (musta pisteiviiva), sekä puuparien keskimääräinen pienemmän ja suuremman puun läpimitta (vastaavasti sininen ja oranssi viiva).



Kuva L7. Puulajin merkkisyhteysfunktio p (yhtenäiset viivat) ja niiden odotusarvot (pisteviivat) ilman koealan itäosaa. Sinisellä $p_{\text{kuusi, kuusi}}$, vihreällä $p_{\text{koivu, koivu}}$ ja mustalla $p_{\text{kuusi, koivu}} + p_{\text{koivu, kuusi}}$. Merkkisyhteysfunktio voidaan tulkita kunkin lajiparin todennäköisyytenä kahden puun välisen etäisyyden funktiona.